

Anatomische Hefte.

Herausgegeben

von

Fr. Merkel und **R. Bonnet.**

Erste Abtheilung:

Arbeiten aus Anatomischen Instituten.

XIV. Heft (V. Band Heft 1).



Wiesbaden.
Verlag von J. F. Bergmann.
1894.

Einladung zur Subscription.

DIE

WEDDAS VON CEYLON

UND DIE SIE

UMGEBENDEN VÖLKERSCHAFTEN.

EIN VERSUCH

DIE IN DER

PHYLOGENIE DES MENSCHEN RUHENDEN RÄTHSEL

DER LÖSUNG NÄHER ZU BRINGEN.

VON

DR. PAUL SARASIN UND **DR. FRITZ SARASIN.**

Die Verfasser haben sich, gedrängt von der Ueberzeugung, dass der Stamm der **Weddas**, in welchen wir die Urbewohner von Ceylon zu erblicken haben, in absehbarer Zeit vollkommen von der Erde verschwunden sein wird, entschlossen, demselben eine monographische Bearbeitung zu widmen, um sowohl den Körperbau, als die Sitten und Anschauungen dieses merkwürdigen Volkes der Wissenschaft zu erhalten. Schon während ihres ersten, hauptsächlich zoologischen Zwecken gewidmeten Aufenthaltes auf Ceylon (1884—1886) haben sie das Studium dieses Volkes begonnen; eine zweite Reise nach Ceylon im Jahre 1890 hatte speciell den Zweck, Lücken in der früheren Bearbeitung auszufüllen.

Das im Erscheinen begriffene Werk zerfällt in zwei Abschnitte, von denen der erste die Beschreibung der äusseren Erscheinung der Weddas und die Osteologie umfasst, der zweite einer Schilderung ihrer Lebensweise und Anschauungen gewidmet ist. Der erste Abschnitt ist von einer

grossen Zahl von Tafeln begleitet, welche sowohl das Aeussere dieser Menschen wiedergeben, als auch aus der grossen Sammlung von Schädeln und Skeletten, welche die Verfasser zusammengebracht haben, charakteristische Stücke zur Darstellung bringen.

Die Volkstypen sind alle nach Originalaufnahmen der Verfasser von der Firma Meisenbach, Riffarth & Co. in Berlin in mustergiltiger Weise in Heliogravüre (Kupferdruck) reproducirt worden, sie sind daher unverfälschte Wiedergaben der Natur. Dasselbe gilt für die Abbildungen der Schädel und Skelette; auch diese wurden photographisch aufgenommen und zwar nach einer Methode, welche die sonst mit der Photographie nothwendig verbundenen Verzerrungen auf ein nicht mehr fühlbares Maass reducirte. Ausserdem wird der Atlas eine Anzahl von Tafeln enthalten, auf welchen Umrisscurven typischer Wedda-Schädel, verglichen mit denen von europäischen und von Schimpanse-Schädeln, zur Darstellung kommen werden.

Zur Beantwortung der Frage nach der Stellung der Weddas, ergab es sich als eine Nothwendigkeit, auch die Stämme, welche sie umgeben, die Singhalesen und die Tamilen, mit in Berücksichtigung zu ziehen, und es wurden daher auch von diesen eine Anzahl von Volkstypen und Schädeln wiedergegeben; dabei zeigte sich, dass die Weddas unter ihnen entschieden die tiefste Stelle einnehmen. Eine weitere Vergleichung der Schädel und Skelette von Weddas mit solchen von Europäern ergab, dass den ersteren eine ganze Reihe von Merkmalen eigen sind, welche das europäische Skelett nur vorübergehend in der Jugend aufweist, und welche andererseits eine Annäherung an die anthropoiden Affen bedeuten.

Auf besonderen Tafeln finden sich endlich die Hautfarben der ceylonesischen Völker und die geographische Verbreitung der Singhalesen, Tamilen und Weddas angegeben.

Der zweite Abschnitt des Werkes wird zunächst die Geräthe der Weddas dem Leser vorführen und sich weiterhin auf eine Schilderung der Lebensweise, des Charakters, der Ehe- und Staatsverhältnisse, der Religion u. s. w. dieses Volkes einlassen. Die Literatur über die Weddas aus ältester und neuester Zeit, von den griechischen und römischen Classikern bis auf unsere Tage, soll zu diesem Zwecke herangezogen werden, um ein möglichst zuverlässiges Bild zu erhalten. Auch hier, wie bei der Schilderung der Anatomie, wird sich zeigen, dass unter den lebenden Menschenstämmen die Weddas eine ungemein tiefe, wenn nicht die tiefste Stelle einnehmen,

indem ihre Cultur in den ersten Anfängen sich befindet und eine Stufe repräsentirt, welche andere Völker längst durchlaufen haben.

Eine geographische Einleitung mit ausgewählt typischen Landschaftsbildern eröffnet den Band; sie soll das Medium, in welchem die Völker Ceylon's leben, in aller Kürze dem Leser vor Augen führen.

Die Ausgabe dieses Werkes wird in etwa fünf Lieferungen erfolgen und erscheint hiermit zugleich die erste Lieferung, die neben sechzehn, zum grössten Theil in Heliogravüre ausgeführten Tafeln eine Reihe von in den Text gedruckten Heliogravüren und Holzschnitten enthält. Der Preis der ersten Lieferung beträgt 24 Mark.

Das Erscheinen der nächsten Lieferungen in rascher Folge kann zugesagt werden, da das Material dazu vollständig vorliegt.

Wiesbaden.

C. W. Kreidel's Verlag.

Bestell-Schein.

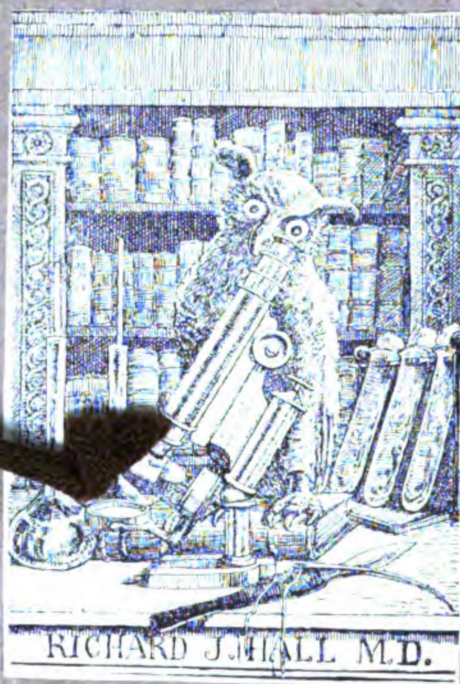
D........ Unterzeichnete bestellt hiermit durch die Buchhandlung von ....

....

.... Expl. **Sarasin, Die Weddas von Ceylon.**
Erstes Heft und Folge. — *Preis des ersten Heftes Mk. 24.*
(C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden)

Ort: *Name:*

....


RICHARD J. HALL M.D.


LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA

ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

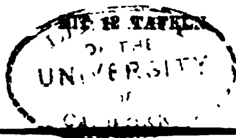
UND

R. BONNET
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XIV. HEFT (V. BAND, HEFT I).



MIT 12 TAFELN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1894.

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Aus dem zoologischen Institut in Utrecht.

ÜBER DIE PLACENTA DES MAULWURFS (TALPA EUROPAEA L.).

VON

J. H. VERNHOUT

IN UTRECHT.

Hierzu die Tafeln I—VIII.

Einleitung.

Im Laufe der letzten Jahre haben viele Zoologen und Anatomen sich bemüht, durch sorgfältige Untersuchungen einen genauen Einblick zu gewinnen in die während der Schwangerschaft in der Wand der Gebärmutter auftretenden Erscheinungen. Diese Untersuchungen, bei welchen in den meisten Fällen ausgezeichnet konserviertes Material und die neuesten Hülfsmittel der Technik benutzt wurden, haben gezeigt, dass die alten Vorstellungen über die Placentation mangelhaft und teilweise falsch sind.

Es sind besonders die Ordnungen der Insectivora, der Rodentia und der Carnivora, welche in der letzten Zeit untersucht sind, und zwar von Hubrecht,[1]) Duval,[2]) Strahl,[3]) Fleischmann,[4]) u. a. So hat man eine ganz neue Einsicht bekommen in verschiedene bei den untersuchten Spezies während der Schwangerschaft auftretende Erscheinungen.

Zugleich aber haben Prof. Hubrechts Untersuchungen

---

1) The placentation of Erinaceus Europaeus with remarks on the phylogeny of the Placenta, in: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30. The placentation of the Shrew (Sorex vulgaris L.), in: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 35; auch in: Verh. der kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 2de sectie deel III, Nr. 6.

2) Le placenta des Rongeurs, und: le placenta des Carnassiers, in: Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1889—1894.

3) Untersuchungen über den Bau der Placenta I—V, in: Archiv für Anat. und Physiol., Anat. Abteil. 1889 u. 1890, Sitzungsber. Ges. z. Beförd. ges. Naturw. Marburg, 1889, Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1892.

4) Embryologische Untersuchungen Heft I—III.

über die Insectivora gezeigt, dass unter den, derselben Ordnung angehörenden Gattungen durchaus nicht solche Übereinstimmung in den Details des Placentations-Prozesses herrscht, wie man früher glaubte.[1])

Die drei bis jetzt untersuchten Spezies: Erinaceus europaeus, Talpa europaea, und Sorex vulgaris sind in der Art des Zustandekommens ihrer Placenta sehr verschieden von einander.

Ich wollte mich eingehender beschäftigen mit den post partum stattfindenden Prozessen bei Insectivora: Resorption der Placenta, Regeneration des Uterusepithels u. s. w., wozu mein verehrter Lehrer, Prof. Hubrecht, mir das Material aus seiner Sammlung bereitwilligst zur Verfügung stellen wollte.

Als ich anfing mit Talpa, und zum Vergleich einige Präparate von schwangeren Maulwurf-Uteri untersuchte, bekam ich alsbald den Eindruck, dass sich die Placenta des Maulwurfes noch auf eine andere Weise auffassen lasse, als es seitens Prof. Strahl in seiner damals gerade erschienenen Abhandlung[2]) geschehen war.

Weil es für die Beurteilung der post partum auftretenden Erscheinungen notwendig ist, die Prozesse ante partum richtig zu verstehen, entschloss ich mich zu einer Untersuchung über den Bau der Maulwurfsplacenta. Dabei bin ich zu ganz anderen Resultaten gekommen als Strahl, wie man aus folgendem ersehen wird.

Vorliegende Arbeit ist im zoologischen Institut der Universität Utrecht ausgeführt, unter Leitung des Prof. Hubrecht, der mir auf zuvorkommendste Weise ein reiches Material zur Verfügung stellte.

Alle Maulwurfsweibchen kamen lebendig in meinen Besitz. Nachdem die Tiere in Chloroform getötet waren, wurden die Uteri direkt ausgeschnitten und in Kleinenbergs Pikrinschwefel-

---

1) Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30, pag. 388.

2) Placenta von Talpa europaea, in Anat. Hefte, 1892.

säure gelegt. Nach 24 Stunden kamen sie in Alkohol 70 %, und nachher in Alkohol 90 %. Sodann wurden die Anschwellungen, in toto oder halbiert, durchgefärbt, wozu ich meistens Pikrokarmin benutzte. Sie blieben 4 Tage in dieser Tinktionsflüssigkeit, kamen dann in Alkohol 70 %, Alkohol 90 %, absoluten Alkohol, Terpentin, ein Gemisch von Terpentin und Paraffin, und endlich in Paraffin, worin sie eingebettet wurden. Mit de Groots Mikrotom wurden Schnitte von 10 à 15 μ angefertigt, welche mit einem Gemisch von Kollodium und Nelkenöl aufgeklebt und nach Auflösung des Paraffins in Terpentin, in Kanada-Balsam eingeschlossen wurden.

Jeder Uterus ist mit einer Folgenummer versehen und im Katalog des Utrechter zoologischen Museums eingeschrieben.[1])

In den folgenden Seiten werden zunächst meine eigenen Untersuchungen näher beschrieben und wird zum Schluss ein besonderes Kapitel der Abhandlung des Herrn Prof. Strahl gewidmet.

Das Wenige, was in der Litteratur über die Placenta des Maulwurfs bereits verzeichnet ist, wird ebenfalls nachher mitgeteilt werden.

I. Befestigung der Keimblase in der Eikammer.

Im jüngsten von mir untersuchten Stadium sind die Stellen, wo die Keimblase sich an die Innenwand des Uterushornes anlegen wird, äusserlich erkennbar als äusserst kleine Anschwellungen, die mit weniger umfangreichen Abschnitten des Uterushornes abwechseln. Die Anzahl dieser Anschwellungen ist sehr verschieden, und oft in beiden Hörnern ungleich. Am meisten findet man deren drei oder vier in jedem Horne. Beim Fortschreiten der Schwangerschaft werden diese Anschwellungen immer grösser und sind im Anfang kugel-, später mehr ellipsoidförmig. Sie repräsentieren die Eikammern.

---

1) cf. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30, pag. 394, Anmerkung 2.

Die zwischen den Eikammern liegenden, an den während der Schwangerschaft im Uterus auftretenden Prozessen sich nicht beteiligenden Partien des Uterushornes bewahren ziemlich lang die Gestalt dünner Röhrchen.

Auf einem Querschnitt einer Anschwellung (Fig. 1) sieht man, dass die Keimblase, welche aus Ektoderm und Entoderm besteht, zwischen welchen sich bald Mesoderm entwickelt, ungefähr den ganzen Raum der Eikammer füllt. Die nach innen gekehrte Falte, welche in dieser Figur die Keimblase an der mesometralen Seite besitzt, muss man sich, wie ich aus anderen Präparaten schliessen darf, nach aussen gestülpt denken.

An einigen Stellen hat sich die Keimblase schon an die Innenwand des Uterus gelegt, wie man in Fig. 1 sieht.

Bevor ich diese Verbindung zwischen dem embryonalen und dem mütterlichen Gewebe eingehender bespreche, möge des histologischen Baues der Uteruswand mit einigen Worten gedacht werden.

Schon ein Blick auf Fig. 1 zeigt den Unterschied zwischen der mesometralen und der antimesometralen Partie der Uteruswand. Im mesometralen Teile, der ungefähr ein Drittel der Wand einnimmt, finden wir eine dicke Muskelschicht und eine viel dünnere Drüsenschicht. Die Muskularis wird in der gegenüberliegenden antimesometralen Region dünner. Dagegen tritt hier unter der Drüsenschicht eine Bindegewebswucherung auf, so dass Drüsenschicht und Uterusepithel nicht wie an der mesometralen Seite, in nächster Nähe liegen (Fig. 1).

Im Bereiche dieser Bindegewebswucherung findet die erste Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand statt (Fig. 1).

Es muss bemerkt werden, dass beim Maulwurf, wie beim Igel und bei der Maus, sich diese Wucherung an der antimesometralen Seite entwickelt, während umgekehrt beim Kaninchen sich mesometral eine Hypertrophie zeigt.

Es liegt noch im Dunkeln, wodurch es veranlasst wird, dass

bei dieser Art gerade mesometral, bei jener gerade antimesometral Hypertrophie entsteht.

Wir sehen in Fig. 1, dass die Drüsenröhren durch die Bindegewebswucherung ihren Verlauf nehmen und in der Uterushöhlung ausmünden.

Die Innenwand der Eikammer ist mit einem Cylinderepithel bekleidet.

Im jüngsten Stadium ist die Innenwand an der mesometralen Seite nicht glatt, sondern in zahlreiche Falten gelegt. Hierdurch entstehen eine Art Krypten, in welchen die Drüsen münden. Bei zunehmendem Wachstum der Keimblase und damit zusammengehender Ausdehnung der Eikammer, werden diese Falten geglättet (man vergleiche Fig. 1 mit Figg. 2 und 3). Zugleich sehen wir an diesen Figuren, dass die Dicke der mesometralen und der antimesometralen Seite nicht dieselbe bleibt. Durch Dehnung der Muskularis und Ausgleichung der Falten nimmt die Dicke der mesometralen Seite ab. Die antimesometrale Seite dagegen, wo die Hypertrophie des Bindegewebes fortdauert, wird dicker. So wird der Unterschied zwischen den beiden Hälften der Uteruswand noch deutlicher, wie sich sofort an den Figg. 1, 2 und 3 zeigt.

Die durch das Mesometrium zu der Uteruswand gehenden grossen Blutgefässe verlaufen in und zwischen Muskularis und Drüsenschicht. In der Bindegewebswucherung findet man zahlreiche, äusserst feine Kapillaren, welche bis ganz in der Nähe des Uterusepithels ihren Verlauf nehmen.

Nach diesen Betrachtungen über die, die Eikammerwand zusammensetzenden Gewebe, haben wir der Frage näher zu treten, was geschieht auf den Stellen, wo die Keimblase sich an die Uteruswand legt.

Es treten hier für die richtige Auffassung der Placenta von Talpa äusserst wichtige Prozesse auf, deren Erklärung mich lange beschäftigt hat.

Wir fangen die Besprechung an bei einer Stelle, wo die Gewebe der Keimblase und der Uteruswand teilweise schon aneinander liegen, teilweise noch selbständig sind, wie bei schwacher Vergrösserung in Fig. 12, und bei stärkerer Vergrösserung in Fig. 13 zu sehen ist. In beiden Figuren sieht man links das Uterusepithel (*u e*) und den Epiblast der Keimblase (*tr*), beide noch unabhängig von einander mit dem Uteruslumen zwischen sich. Für denjenigen Epiblast der Keimblase, welcher keinen Anteil nimmt an dem Aufbau des Embryos, jedoch von grosser Bedeutung ist für die Ernährung desselben während der Schwangerschaft, werde ich den von Prof. Hubrecht[1]) herrührenden Namen, Trophoblast, benutzen.

Der Trophoblast (Figg. 12 und 13 *tr*) ist vom Pikrokarmin dunkel gefärbt und besitzt grosse, runde Kerne; das Uterusepithel ist ein wenig abgeflacht und besitzt mehr oder weniger ovale Kerne. Besonders in Fig. 13 (links) ist der Unterschied deutlich zu sehen. Wo die beiden Zellschichten sich aneinander legen, hat es den Schein als behielten sie ihre Unabhängigkeit von einander, während nur die Kerne des Uterusepithels in grosse, runde Kerne mit dunkler gefärbtem Chromatin verändert wären.

In jenem Epithel wären gleichzeitig die Zellgrenzen verschwunden, und das Protoplasma äusserst schwach gefärbt (Figg. 12 und 13). Dem Bindegewebe gegenüber sind die beiden Zellschichten deutlich abgegrenzt.

Besonders da, wo man Schnitte von Stadien, die übereinstimmen mit den in Figg. 2 und 3 abgebildeten, vor sich hat, in welchen die Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand sich über eine grössere Oberfläche ausgebreitet hat; und wo man, wie in Fig. 3, fast die ganze Innenwand der Binde-

1) Anat. Anzeiger, III, pag. 511.
Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30, pag. 298.
Procesverbaal kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 27 Mei 1893.

gewebswucherung mit zwei aneinander liegenden Zellschichten bekleidet findet, ist es sehr verführerisch, die dem Bindegewebe anliegende Schicht als modifiziertes Epithel aufzufassen. Und dennoch ist diese Auffassung ganz und gar falsch, selbst in dem allerfrühesten Stadium, wovon oben die Rede war.

Eine genaue Untersuchung verschiedener Präparate dieser jüngsten Stadien hat mich überzeugt, dass eine Zerstörung und Resorption des Epithels seitens des Trophoblastes, und eine Wucherung dieses letzten Gewebes stattfindet. Infolge dessen entsteht eine zweite Schicht von Trophoblastgewebe; es ist diese diejenige Zellschicht, welche an der Stelle des Uterusepithels gekommen ist.

In Fig. 14, welche einem sehr jungen Stadium entnommen ist, sehen wir, dass die Reihe derjenigen Zellen, welche das Uterusepithel darstellen, sich oben in der Figur ohne Unterbrechung fortsetzt, auch da, wo der Trophoblast sich dem Uterusepithel angelegt hat. Die Unterbrechung der Reihe bei *x x* muss natürlich, als eine künstliche, nicht in Betrachtung gezogen werden. Dasselbe gilt von dem Raum *y* zwischen Uterusepithel und Bindegewebe, welche hier von einander gerissen sind. Die abgeflachten Kerne des Uterusepithels sind deutlich unterscheidbar von den runden Trophoblastkernen. Nach unten (in Fig. 14 bei *z*) ist die Epithelschicht nicht deutlich mehr zu verfolgen.

In Fig. 13 bildet das Uterusepithel auf der Berührungsstelle keine zusammengeschlossene Lage mehr. Die Grenzen der Zellen sind weder untereinander noch der anliegenden Trophoblastschicht gegenüber, deutlich zu erkennen. Nur an den nebeneinander liegenden, bald äusserst schwach wahrnehmbaren Kernumrissen kann man noch eine kurze Weile das echte Uterusepithel erkennen. Im Trophoblast aber findet man an diesen Stellen verschiedene Kerne, welche Teilungsfiguren zeigen derart, dass eine Kernteilung parallel der Trophoblastebene folgen

muss (Fig. 14). Auf diese Weise wird eine zweite Reihe von Trophoblastzellen centrifugal von der ersten gebildet.

Diese neu gebildeten Trophoblastzellen lagern sich zwischen die Zellen des Uterusepithels, wie wir in Fig. 13 sehen, wo die scharf umgrenzten Kerne des Trophoblastes deutlich zu unterscheiden sind von den hell gefärbten Kernen mit schwachem Umriss, welche zum Uterusepithel gehören.

Hier gehen die mütterlichen Epithelzellen zu Grunde und werden resorbiert vom Trophoblast, während ihre Stelle von den neu gebildeten Trophoblastzellen eingenommen wird.

In den Figg. 14, 13 und 15 sehen wir diesen Prozess in seinen rasch aufeinander folgenden Stadien. In Fig. 15 ist das Uterusepithel auf der Berührungsstelle ganz zu Grunde gegangen. Zwischen den grossen Trophoblastkernen, in dem sie umgebenden, schwach gefärbten Plasma, liegen noch Reste von Epithelkernen und Chromatinhäuflein (*r*). Wo der Trophoblast die Uteruswand noch nicht berührt hat, ist das Uterusepithel noch nicht angegriffen (Fig. 15). Es geht also überall, wo sich die Keimblase an die Uteruswand legt, das Epithel der letzteren zu Grunde.

Im Trophoblast herrscht grosse Aktivität, wie die vielen Kernteilungsfiguren zeigen. Fortwährend entstehen neue Zellen, welche sich zwischen den schon früher gebildeten fügen an der Stelle, welche vorher das Uterusepithel eingenommen hatte. So entsteht eine zweite Reihe von Trophoblastzellen (Fig. 16), die im Anfang noch scharf abgegrenzt ist vom Bindegewebe der Uteruswand. Besonders an diesem Schnitt sieht man wie die unmittelbar gegen das Bindegewebe liegende Zellschicht scheinbar ein etwas modifiziertes Uterusepithel darstellt. Strahl, dem die Übergangsstadien entgangen sind, huldigt dieser unrichtigen Auffassung (siehe Kapitel IV).

Ausgehend von den Stellen, wo die erste Berührung von Trophoblast und Uteruswand stattfand, breitet sich die Keimblase in medialer und lateraler Richtung an die Uteruswand aus (Figg. 1, 2, 3 und 4). Dabei geht überall, wo die Berührung zu stande gekommen, das Uterusepithel zu Grunde. In den Figg. 1—11 ist das Uterusepithel mit rot, der Trophoblast mit schwarz angedeutet.

Weil die Anheftung der Keimblase an der Uteruswand in medialer Richtung; von der ersten Berührungszone ausgehend, in Zusammenhang steht mit der Bildung des Amnions, ist es hier die richtige Stelle um einen Augenblick bei diesem Prozess zu verweilen.

In Fig. 2 sehen wir mit *a* die Amnionfalte angedeutet. Das Aussenblatt dieser Falte wird gebildet vom Trophoblast und einer dünnen Schicht somatischen Mesoblastes, das Innenblatt von einer dünnen Schicht Epiblastes und Mesoblastes. Der Punkt, wo die beiden Blätter der Falte ineinander umbiegen, liegt ein wenig mehr medialwärts als die mediale Grenze des oben beschriebenen Resorptionsprozesses (Fig. 2). Also folgt nach der doppelten Trophoblastschicht noch eine kurze Reihe von nicht dem Uterusepithel anliegenden Trophoblastzellen. Diese hört auf an der Stelle, wo das Aussenblatt des Amnions in das Innenblatt umbiegt. Die Grössenzunahme der Amnionfalte, wobei deren Spitze mehr und mehr medialwärts zu liegen kommt, wird begleitet von weiterer Ausbreitung des Trophoblastes an das Uterusepithel und Resorption des letzteren vom ersteren. Dabei ist zu beachten, dass das Aussenblatt der Amnionfalte immer von Trophoblast + somatischem Mesoblast, das Innenblatt von Epiblast + somatischem Mesoblast gebildet wird. Endlich kommt es zur Schliessung des Amnions, wobei der Trophoblast von beiden Seiten zusammenwächst. Im Stadium der Fig. 3 hat der Trophoblast die grösste Partie des Epithels der antimesometralen Eikammerwand zu Grunde gerichtet. Nur wo die Schliessung der

Amnionfalte zu stande gekommen ist, findet man kleine Bezirke von noch nicht angegriffenem Epithel. Im folgenden Stadium (Fig. 4) ist auch dieses zu Grunde gegangen.

Während also der Trophoblast fortfährt in medialer Richtung zu wachsen, sich über dem Embryo schliesst, und das Uterusepithel zerstört, legt es sich in lateraler Richtung an die Uteruswand und richtet auch da das Epithel zu Grunde. Auf dem Stadium der Fig. 3 ist dieser Prozess bis an den Rand der antimesometralen Partie der Uteruswand fortgeschritten. Infolge der Bindegewebswucherung in dieser Partie springt die Innenwand des Uterus an der antimesometralen Seite vor, und ist durch eine Furche von der mesometralen Partie geschieden (Fig. 4). Weil nur die antimesometrale Partie der Eikammerwand den Boden bildet, wo die Placenta sich ausbilden wird, so kann sie die Placentarregion genannt werden.

Es giebt noch einen Vorgang in dieser Placentarregion, der beachtet werden muss. Wenn wir in Figg. 2, 3 und 4 die Stellen, wo Drüsen münden (rot angedeutet), beobachten, so sehen wir, dass der Trophoblast sich nicht in einer straffen Ebene über die Drüsenmündungen legt, sondern daselbst eine kleine, nach innen gerichtete Ausbiegung zeigt. Wenn man die Eikammer an der mesometralen Seite öffnet und, nach Entfernung des Embryos gegen die antimesometrale Wand blickt, nehmen diese Ausbiegungen sich aus wie kleine kuppelförmige Erhebungen. Strahl nennt sie „Chorionblasen". In der Höhlung zwischen Drüsenepithel und Trophoblast fand ich oftmals eine vom Färbstoff schwach tingierte Substanz, welche als Drüsensekret aufgefasst werden muss (Fig. 17 *k s.*).

Überall wo sich solche Drüsenmündungen mit ihren von Trophoblastkuppeln gebildeten Kappen, in der Placentarregion vorfinden, zeigt es sich, dass das Epithel der Drüsenröhre sich nicht verändert, und zugleich, dass ein kleiner Bezirk des, die Drüsenmündung umgebenden Uterusepithels nicht vom Tropho-

blast angegriffen wird (Fig. 17). Dieser Epithelbezirk bildet die eine Wand der ebengenannten „Chorionblasen"; das Lumen dieser Blasen ist ein Rest des Uteruslumens, welcher an der Drüsenmündung zeitweilig persistiert. Wo die Höhlung der Blase aufhört, und der Trophoblast an die Uteruswand anschliesst, hört auch jener Epithelbezirk auf. Er endet hier plötzlich und an seiner Stelle finden wir die schwach gefärbte Trophoblastschicht, deren Bildung wir oben verfolgt haben.

Schon hier will ich bemerken, dass man diesen Vorgang nicht nur in diesen frühen Stadien, sondern sogar bis in der letzten Schwangerschaftsperiode vorfindet: unter der Trophoblastkuppel bleibt das Epithel unangegriffen.

Die hier beschriebenen Verhältnisse möchten, wenn man sie nicht Schritt vor Schritt verfolgt hat, der Auffassung Stütze zu verleihen scheinen, welche die in Fig. 17 dem Bindegewebe anliegende Trophoblastschicht als modifiziertes Uterusepithel betrachtet. Es hat doch den Schein, als sei die unmittelbar der Mukosa anliegende Zellschicht die Fortsetzung des den Boden der Kuppel bildenden Uterusepithels (*u e*). Bei der Besprechung der Strahlschen Abhandlung in Kapitel IV werde ich näher hierauf eingehen.

Weil es wünschenswert ist, die beiden Trophoblastschichten terminologisch voneinander zu unterscheiden, so schlage ich vor, die dunkelgefärbte Schicht, in welcher die Zellgrenzen noch unterscheidbar sind, Cytotrophoblast, die dem Bindegewebe anliegende, viel schwächer gefärbte Schicht, deren Zellstruktur nicht mehr zu erkennen ist, Plasmoditrophoblast zu nennen (Figg. 16 u. 17). Mit einer kleinen Abänderung sind diese Namen Ed. van Beneden[1]) entnommen. Die Abänderung bezweckt deutlich hervortreten zu lassen, dass der Trophoblast den Mutterboden dieser zwei so wie so nicht immer scharf unterscheidbaren Gewebspartien darstellt.

[1]) Comptes rendus de la Société de Biologie, 8e série, t. V, 1888.

Noch ehe der oben beschriebene Resorptionsprozess des Uterusepithels durch den Trophoblast sich über die ganze antimesometrale Uteruswand ausgebreitet hat, sind an den Stellen, wo die erste Verbindung zwischen Trophoblast und Uterusepithel zu stande kam, schon neue Prozesse in Gang gesetzt. Die anfänglich deutliche Grenze (Fig. 16) zwischen Plasmoditrophoblast und Bindegewebe verschwindet hier, während Kerne der erstgenannten Schicht in das Bindegewebe hineindringen (Fig. 18, *k*). In dem Cytotrophoblast herrscht noch immerfort grosse Aktivität, wie die zahlreichen karyokinetischen Figuren in den Zellkernen dieser Schicht zeigen. Von diesen neugebildeten Zellen bleiben einige im Cytotrophoblast liegen, während andere sich zwischen den Plasmoditrophoblastzellen fügen. In der letztgenannten Schicht habe ich keine Vermehrung infolge indirekter Kernteilung wahrnehmen können; ich fand jedoch häufig viele Kerne in Gruppen vereinigt, welche mich an direkter Kernteilung erinnerten. Dieses würde übereinstimmen mit den von Duval in der „couche plasmodiale" der Placenta des Kaninchens beschriebenen Verhältnissen.

Das Hineindringen des Plasmoditrophoblastes in das Mukosagewebe geschieht nicht überall gleichmässig, sondern an einigen Stellen in viel bedeutenderem Masse wie an anderen (Figg. 19, 20 und 21). Wie die Betrachtung der Figuren zeigt, häufen sich die Kerne an einigen Stellen zusammen, während sie sich von anderen Stellen zurückziehen, sodass hier die Bindegewebszellen dem Cytotrophoblast anliegen[1]). Gruppen grosser,

---

[1]) Selbstverständlich ist diese Ausdrucksweise des Zusammenhäufens und Zurückziehens cum grano salis zu verstehen. In den Bildern sehen wir nur, dass an einigen Stellen der Plasmoditrophoblast den Cytotrophoblast nicht bedeckt. Die Möglichkeit, dass an diesen Stellen ein schnellerer Flächenwachstum des Cytotrophoblastes, die Bildung neuer Plasmoditrophoblastelemente voraneilt, ist eben nicht auszuschliessen, wenn wir diesen Prozess in seinen Ursachen nachspüren wollen.

in einem schwach gefärbten Plasma gelegenen Plasmoditrophoblastkerne alternieren also mit kleineren, dunkler gefärbten Bindegewebszellen (Fig. 19). Zwischen diesen Bindegewebszellen verlaufen Kapillargefässe, wie in den Figg. 20 und 21 mit *cap* angedeutet ist. Der hier beschriebene Vorgang ist die allererste Andeutung jener Stellen, wo später die Allantoiszotten von mütterlichem Blut umspült werden sollen. In einem folgenden Kapitel werden wir bei diesem Vorgang verweilen; jetzt wünsche ich nur die Aufmerksamkeit auf das zu richten, was an denjenigen Stellen, wo der Plasmoditrophoblast in das Bindegewebe hineindringt, geschieht.

In Fig. 21 kann man sehen, dass auch der Cytotrophoblast an jenen Stellen Veränderungen zeigt, und zwar in der Gestalt kleiner, centrifugalwärts gerichteter Auswüchse. Während der Plasmoditrophoblast fortwährend tiefer in das Mukosagewebe hineindringt, wird es vom Cytotrophoblast gefolgt. Es bilden sich auf diese Weise kleine knotenförmige von einer Kappe Plasmoditrophoblastes umgebene Vorsprünge des Cytotrophoblastes im Bindegewebe der Uteruswand (Figg. 22 und 37). In der Fig. 3, wo die Trophoblastknoten mit schwarzen Linien angedeutet sind, welche an den Stellen, wo das (mit rot angedeutete) Uterusepithel schon verschwunden ist, in die Uteruswand hinein dringen, zeigt es sich, dass dieser Prozess schon anfängt noch ehe der Trophoblast sich über der ganzen Placentarregion ausgebreitet und das Uterusepithel zerstört hat.

Zugleich zeigt es sich in dieser Figur, dass auch an der mesometralen, bis jetzt nicht in Betracht gezogenen Seite der Uteruswand Veränderungen stattgefunden haben. Es wird auch hier das Epithel vom Trophoblast angegriffen und es kommt an Stelle des Epithels eine zweite Trophoblastschicht. Da sich jedoch der Prozess etwas anders ausnimmt als in der Placentarregion, muss derselbe besonders besprochen werden.

In den Figg. 3 und 4 zeigt die rote Linie in der an der vorspringenden Placentarregion grenzenden Partie der Uterus-

wand, dass hier noch eine ringförmige Zone ist, deren Epithel nicht angegriffen ist. Wenn wir diese Zone nach unten, mesometralwärts verfolgen und betrachten, was mit dem Uterusepithel geschieht, so sehen wir, dass sich dieses ziemlich plötzlich ausserordentlich abflacht, noch auf eine kleine Strecke die Mukosa bekleidet, und dann ganz aufhört (Fig. 23). Weder das Protoplasma, noch die Kerne zeigen Degenerationerscheinungen.

In Fig. 25 (einem etwas älteren Stadium entnommen) legt sich der Trophoblast mesometralwärts von der Zone, wo das sehr abgeflachte Uterusepithel aufhört, an das Mukosagewebe der Uteruswand. Hier besteht der Trophoblast ursprünglich aus einer Zellschicht, welche aber schon anfängt, an ihrer Aussenseite eine zweite Zellschicht zu bilden. Bald sehen wir auch, dass eine zweite, die nackte Uteruswand bekleidende Trophoblastschicht aufgetreten ist. Die neugebildeten Zellen in der mesometralen Region des Trophoblastes haben, verschieden von dem in der Placentarregion Gefundenen, dasselbe Aussehen wie jene des ursprünglichen, aus einer Zellschicht bestehenden Trophoblastes.

Eine zweite Eigentümlichkeit des Trophoblastes der mesometralen Region frappiert uns, wenn wir die beiden Trophoblastschichten mesometralwärts verfolgen. Wir sehen hier nämlich, dass sie nicht überall unmittelbar aneinander schliessen, sondern durch Gewebebrücken mit einander in Verbindung stehen (Fig. 24). Die Zellgrenzen in den beiden Schichten sind nahezu verschwunden, sodass sich uns das Bild zweier plasmodialen Schichten mit in zwei Reihen gestellten Kernen zeigt.

Weil an der mesometralen Seite der Trophoblast sich nicht gleichmässig an die Uteruswand legt, so findet man noch verschiedene Stellen, wo Reste des ursprünglichen Uteruslumens eingeschlossen sind zwischen Trophoblast und Uterusepithel (Fig. 3). In Fig. 24 findet man rechts eine solche Stelle, wo die vom Hypoblast (*hyp*) und Trophoblast (*tr*) gebildete Wand des Dotter-

sackes die Uteruswand noch nicht berührt, und diese letzte noch vom Uterusepithel (*u e*) bekleidet ist. In der linken Seite der Figur aber ist das Epithel verschwunden, und die Uteruswand mit den beiden, oben genannten, plasmodialen Schichten bekleidet.

In einem folgenden Stadium (Fig. 4) sind die kleinen Bezirke von Uterusepithel verschwunden, und ist die ganze mesometrale Wand (mit Ausnahme der gerade unter der Placentarregion gelegenen Zone) von der doppelten Trophoblastschicht bekleidet, welche dasselbe Aussehen hat wie die in Fig. 24 links dargestellte.

Bei diesem Prozesse (die Verdrängung des Uterusepithels durch Trophoblast in der mesometralen Uteruswand) habe ich nur schwache Spuren bemerkt von Vorgängen, welche als direkte Zerstörung des Uterusepithels vom Trophoblast, wie bei der Placentarregion gedeutet werden können (Fig. 15).

Obwohl ich die Möglichkeit, dass auch hier das Uterusepithel vom Trophoblast angegriffen und zerstört wird, nicht leugnen will, so setze ich doch voraus, dass in der mesometralen Wand das Uterusepithel zu Grunde geht, ehe sich der Trophoblast an dieses legt. In Fig. 24 hört das Epithel plötzlich auf, und zeigt also Übereinstimmung mit dem oben beschriebenen Vorgang (Fig. 23 und 25).

Wie dem auch sei, jedenfalls finden wir im Stadium der Figur 4 das Uterusepithel überall, mit Ausnahme der oben genannten Zone (wo es aber später auch zu Grunde geht), durch den Trophoblast vertreten.

An der mesometralen Uteruswand hat jedoch der Trophoblast ein anderes Aussehen wie in der Placentarregion, wie bei Vergleichung der Figg. 24 und 16 deutlich ins Auge fällt.

Obwohl die Grenze zwischen Trophoblast und Mukosa auch in der mesometralen Region der Uteruswand auf einigen Stellen undeutlich wird, habe ich keine Andeutung eines Hineindringens seitens der Trophoblastzellen in das Bindegewebe gefunden.

Während des weiteren Verlaufs der Schwangerschaft sehen wir in der mesometralen Wand keine nennenswerte Veränderungen. Die beiden plasmodialen Schichten werden nur bedeutend dicker, während sie übrigens denselben Charakter behalten. Bei der Besprechung der Strahlschen Abhandlung werden wir noch dabei verweilen.

Am Ende dieses Kapitels wünsche ich nur noch zu sagen, dass die Bindegewebszellen der Placentarregion in der Nähe der hineindringenden Trophoblastknoten anfänglich ihre spulenförmige Gestalt beibehalten, sich aber später mehr abrunden.

II. Bildung von Blutgefässen aus dem Trophoblast.

Ein zweiter wichtiger Prozess bei der Bildung der Placenta ist die Entstehung von Gefässen für mütterliches Blut aus von der Keimblase herrührenden Elementen.

Im vorhergehenden Abschnitt ist schon angedeutet, dass, wenn knotenförmige Auswüchse des Trophoblastes in das Bindegewebe hineindringen, die Stellen, wo die Knoten von einer Kappe des Plasmoditrophoblastes umgeben sind, sich anders verhalten als die dazwischen liegenden Stellen (Fig. 22). Damals ist auch bemerkt, dass es eben jene dazwischen liegenden Stellen sind, welche bei der Gefässbildung eine Rolle zu spielen berufen sind.

In einem Stadium wie in Figg. 4 und 38 dargestellt ist, finden wir an jenen Stellen, zwischen den hineindringenden Trophoblastknoten, kleine von dunkel gefärbten Zellen eingeschlossene Lumina (Fig. 38 *l*). Sie scheinen beim ersten Anblick eher zum Bindegewebe als zum Trophoblast zu gehören, obwohl die Kerne ziemlich übereinstimmen mit jenen des Cytotrophoblastes, meistens aber kleiner wie diese sind.

Dasselbe Stadium (Fig. 4) zeigte sich überaus günstig zum Verfolgen des Entstehens dieser Lumina, und zur Erhaltung einer Reihe aufeinander folgender Entwickelungsstadien. So ist

es mir zweifelsohne klar, dass wir es hier mit Lumina zu thun haben, deren Wand von trophoblastischer Herkunft ist. Es sind nicht etwa im mütterlichen Bindegewebe eingeschlossene und von mütterlichem Gewebe begrenzte Lakunen.

Ich betone das letzte ausdrücklich, weil ich selbst anfänglich solcher Meinung war, und einige Bilder, wie z. B. Fig. 33 zu einer solchen Auslegung Anlass geben.

Die Figg. 26--33 und 36 geben einen Überblick von der Entstehung der Lumina. In Fig. 26 liegen im Cytotrophoblast zwei grosse Zellen, umgeben von kleineren. Jene bilden Centra, um welche sich andere Cytotrophoblastzellen gruppieren, derart, dass die letzteren die grossen Zellen fast ganz umgeben, wobei das Plasma der grossen Zellen Veränderungen zeigt, welche auf ihre Auflösung deuten. Denkt man sich, dass die centrale Zelle unter Wirkung der umgebenden Zellen zu Grunde geht, so würde man ein von Cytotrophoblastzellen eingeschlossenes und im Cytotrophoblast gelegenes Lumen erhalten. Wirklich bekommen wir in Fig. 27 ein Bild, das ich keinen Anstand nehme auf diese Weise zu erklären. Sodann erhält dieses Lumen mit seiner von Trophoblastzellen gebildeten Wand eine gewisse Unabhängigkeit vom Cytotrophoblast (Figg. 28 und 36), dessen Zellen sich unter der Wand des Lumens wieder vereinigen. So schnürt sich das letztgenannte gewissermassen vom Cytotrophoblast ab (Figg. 29 und 30), und kommt im Plasmoditrophoblast (Fig. 32) oder im Bindegewebe (Fig. 33) zu liegen. Bei diesem Vorgang ist zu berücksichtigen, dass die Kerne der das Lumen einschliessenden Zellen bedeutend kleiner und zahlreicher werden, was wahrscheinlich den schnell auf einander folgenden Teilungen in diesen Zellen zugeschrieben werden muss. Durch diese Grössenabnahme der Kerne bekommen diese Zellen eine grosse Übereinstimmung mit den Mukosazellen (Fig. 31), welche, wie schon oben bemerkt ist, ihre charakteristische, spulenförmige Gestalt in der Nähe des Trophoblastes verlieren, und

eine mehr abgerundete Gestalt bekommen. Aus der Entstehungsweise der Lumina ist es aber klar, dass jene Zellen nicht der mütterlichen Mukosa, sondern der Keimblase angehören.

Ausser diesen Lumina, welche alsbald mit daneben liegenden in Verbindung treten und welche wir trophoblastische Gefässbahnen nennen werden, finden wir in der unmittelbaren Nähe des Trophoblastes die mütterlichen Kapillaren (Figg. 28, 34 und 35).

Die Voraussetzung, dass die beiden Systeme sich mit einander verbinden, wird zu einer Thatsache, wenn wir, wie in Fig. 30, mütterliche Blutkörperchen in einer trophoblastischen Gefässbahn finden, und wie in Figg. 39 und 40 sehen, dass ein Kapillargefäss sich fortsetzt in die hier gebildeten aus dem Cytotrophoblast entstandenen Bahnen.

Der Unterschied zwischen der endothelialen Bekleidung des Kapillargefässes und den die neugebildeten Gefässe bekleidenden Trophoblastzellen ist in den Figuren deutlich zu sehen.

Also finden wir auch beim Maulwurf die Bildung der „Lacunes sangui-maternelles", wie sie von Hubrecht beim Igel und der Spitzmaus, von Duval beim Kaninchen und der Maus wahrgenommen und mit diesem Namen belegt wurden und welche ausschliesslich von embryonalem Gewebe begrenzt sind.

Während auf der oben erörterten Weise die neuen Blutgefässe sich in loco im Cytotrophoblast bilden, und nachher aus dem Zusammenhang dieser Schicht treten, finden wir auch, dass Zellen gruppenweise den Cytotrophoblast verlassen und erst nachher im Plasmoditrophoblast oder im Mukosagewebe sich um ein Lumen herum anordnen (Figg. 41 und 43 *l*), um eine derartige Gefässbahn zu bilden.

Ich brauche nicht zu sagen, dass kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen diesen beiden Entstehungsweisen der trophoblastischen Gefässbahnen.

Noch muss ich eines Vorganges gedenken, der oft in den

Stadien gleichen Alters erscheint, welche in Figg. 4 und 5 abgebildet sind. Das ist nämlich die Erscheinung eigentümlich gebildeter, einseitig gelegener Vakuolen im Cytotrophoblast (Figg. 33, 42, 43 und 44). Ich muss auch diesen Vakuolen eine Rolle bei der Bildung der trophoblastischen Gefässbahnen zuschreiben. Es ist durchaus nicht unmöglich, dass ein Bild, wie das in Fig. 42 dargestellte, wo wir im über der Cytotrophoblastschicht gelegenen Gewebe, verschiedene Lakunen vorfinden, von welchen einige auf eigentümliche Weise von einem Kern bekleitet sind, derart ausgelegt werden muss, dass einige der oben genannten Vakuolen, mit anliegendem Kern und Protoplasma, aus dem Cytotrophoblast herausgetreten sind. Bilder wie Fig. 44 *l* geben einer derartigen Annahme einige Begründung. In jener Figur hätten wir also ein Zwischenstadium zu sehen, in welchem die vakuolisierte Zelle im Begriff ist, aus dem Cytotrophoblast zu treten.

Man kann sich leicht vorstellen, dass durch das Zusammenfliessen der Lakunen der Fig. 42 grössere Räume entstehen, welche eine vollständige Wand von Cytotrophoblastzellen besitzen. Wenn diese auch eine äusserst dünne Wand darstellen, so ist weiterer Zutritt von Trophoblastzellen auf der oben beschriebenen Weise hier am wenigsten ausgeschlossen; und erhalten also auch diese Räume ganz denselben Charakter wie die obengenannten trophoblastischen Gefässbahnen.

Im Vorhergegangenen sind zwei, in der Bildung der Maulwurfsplacenta höchst wichtige Prozesse beschrieben worden:

1. die Resorption des Uterusepithels, überall wo es die placentare Eikammerwand bekleidet, und seine Verdrängung durch das Trophoblast.

2. Das Auftreten von Blutbahnen trophoblastischer Herkunft, welche mit den mütterlichen Kapillargefässen der Mukosa in ununterbrochenem Zusammenhang treten.

III. Weitere Vorgänge in der Placentarregion.

Die im weiteren Verlauf der Schwangerschaft in der Placentarregion stattfindenden Vorgänge bezwecken die feste Verbindung der embryonalen und mütterlichen Gewebe, und die Möglichkeit eines Austausches nährender Substanzen zwischen mütterlichem und embryonalem Blut.

Während Auswüchse des Plasmoditrophoblastes, vom Cytotrophoblaste gefolgt, sich bildeten, und in die Mukosa hineindrangen, und die trophoblastischen Gefässe entstanden, sind noch andere Vorgänge in den embryonalen Geweben aufgetreten.

Wir zeigten schon, dass sich das Amnion schliesst, und der Trophoblast sich überall an die Uteruswand legt, mit Ausnahme einer ringförmigen Zone auf der Grenze der Placentarregion und der mesometralen Partie der Wand (Figg. 3 und 4).

Das mittlere Keimblatt ist weiter fortgeschritten und der Sinus terminalis der Area vasculosa hat beinah den Rand der Placentarregion erreicht (Figg. 3 und 4).

Im Anfang liegt die Area vasculosa des Dottersackes einer ziemlich grossen Strecke der Placentarregion, dem Trophoblast der Keimblase an (Fig. 4). Die dünne zwischen den gefässreichen Splanchnopleura und dem Trophoblast liegende Schicht somatischen Mesoblastes (Fig. 41 *s m*) ist bald nicht mehr als gesonderte Schicht zu unterscheiden.

Indessen hat der Plasmoditrophoblast auf den Stellen, wo es in die Mukosa hineinzudringen angefangen, damit fortgefahren (Figg. 33, 38 und 41), und sind in Zusammenhang damit die Cytotrophoblastknoten grösser geworden. Diese letzten welche nicht mehr massiv, sondern hohl sind, nehmen sich aus wie Krypten (Fig. 38); ich werde sie daher Trophoblastkrypten nennen (*cr*).

In Fig. 4 finden wir, dass kleine Auswüchse der Area vasculosa gegen die Öffnungen der Trophoblastkrypten gerichtet

sind, und einige selbst in sie hineindringen (z. B. bei der Ziffer 29). Es bildet sich aber keine Dottersackplacenta. Bald trennt sich die Area vasculosa wieder vom Trophoblast, und zwischen die beiden dringt die Allantois, welche sodann definitiv mit dem Trophoblast im Zusammenhang bleibend dort einen Allantodiplotrophoblast zu stande bringt (Figg. 5 und 6). Bald ist die ganze Area vasculosa aus dem Gebiete der Placentarregion verdrängt, und wird in der Richtung des Mesometriums im Dottersack hinein zurückgedrängt (Figg. 5 und 6). Die Trophoblastkrypten bekommen einen Kern von Allantoisgewebe mit begleitenden Blutgefässen (Fig. 47 *all*).

Die Allantois breitet sich an die ganze Oberfläche der Placentarregion aus, und legt sich selbst in späteren Stadien noch über einen kleinen unter der vorspringenden Placentarregion liegenden Teil der mesometralen Region der Uteruswand (Figg. 7, 8, 9, 10 und 11). In der früher genannten ringförmigen Zone (Figg. 4, 5 und 6), wo sich das Uterusepithel noch erhalten hatte, hat sich jetzt, wie sonstwo überall, der Trophoblast an die Uteruswand gelegt, und das Epithel zerstört. Wir finden dieses jetzt nur noch in den Kuppeln bei den Drüsenmündungen.

Der Cytotrophoblast ist deutlich wie eine gesonderte aus einer Zellenreihe bestehende Schicht zu unterscheiden, nicht nur wo es die Innenwand des Uterus, sondern auch wo es die äussere Wand der Krypten bekleidet. Um die dunkelgefärbten Zellen der Krypten ist eine sehr schwach gefärbte Kappe von Plasmoditrophoblast deutlich wahrzunehmen, besonders an der Spitze der Krypten. Im hellen Protoplasma liegen die grossen, saftigen Kerne mit ihrem dunklen Nukleolus. Oft liegen die Kerne in Nestern zusammen. Von den Kappen an den Spitzen der Krypten dringen Bahnen von Plasmoditrophoblast mit in Reihen und Nestern zusammenliegenden Kernen tiefer ins Mukosagewebe hinein (Fig. 49 *pl*). So bilden sich überall zwischen den Mukosazellen schwach gefärbte Partien von Plasmoditrophoblast, welche

ausser durch ihre Entstehungsweise auch noch gerade durch ihr abweichendes Verhalten dem Färbstoff gegenüber, von dem sie umgebenden Gewebe deutlich zu unterscheiden sind (Figg. 46 und 49). Die Kerne vermehren sich durch direkte Teilung, von welcher ich verschiedene Stadien gefunden, und einige in Fig. 45 abgebildet habe. An den Stellen, wo der Plasmoditrophoblast zwischen den Elementen der Mukosa hineindringt, findet man Chromatinhäuflein und angegriffene Zellkerne. Dieses deutet auf eine zerstörende Wirkung des Plasmoditrophoblastes auf das umgebende Gewebe. In Fig. 46 findet man zwei Bindegewebszellen, deren linke Hälfte noch nicht angegriffen, deren rechte Hälfte aber schon ganz vom Plasmoditrophoblast (*pl*) zerstört ist.

Es ist klar, dass infolge dieser Prozesse, wodurch sich der Trophoblast in der Mukosa wie festankert, eine besonders feste Verbindung zwischen embryonalem und mütterlichem Gewebe zu stande kommt. Diese wird womöglich noch vermehrt durch stempel- und zweigförmige Sprossen der Krypten (Fig. 47).

In der zwischen den Krypten liegenden Region bildet sich inzwischen ein sich immerfort ausbreitendes Gebiet trophoblastischer Gefässe (vergl. Fig. 38 mit Figg. 49 und 50). Durch den Austritt von Zellen aus dem Cytotrophoblast in die interkryptale Region, wo sich neue, mit den mütterlichen Kapillaren der Mukosa sich verbindende Gefässbahnen aus ihnen entwickeln, wird dieses Gebiet von grosser Bedeutung dafür, dass die Krypten von mütterlichem Blut umspült sind.

Der Cytotrophoblast der Krypten bildet auf derselben Weise wie der die hohle Innenfläche der Placentarregion bekleidende Cytotrophoblast neue Gefässe. Auch hier verlassen kleine Zellgruppen die Kryptenwand (Fig. 53), ordnen sich um ein Lumen und verbinden sich mit den Kapillaren der Mukosa oder mit schon früher gebildeten trophoblastischen Gefässbahnen (Fig. 54). Wir sehen, dass auf diese Weise, in der Region zwischen den

Krypten allmählich trophoblastische Blutlakunen an die Stelle der mütterlichen Kapillaren treten, und die Krypten wie umspinnen.

Es dünkt mir nämlich wahrscheinlich, dass, wenn der Durchbruch zwischen kapillaren und trophoblastischen Gefässen zu stande gekommen ist, das neu gebildete System der Blutgefässe trophoblastischer Herkunft sich auf Kosten der Kapillaren ausbreitet. Das kann so geschehen, dass die Trophoblastzellen in dem Kapillargefäss fortwuchern, das Endothel verdrängen und dasselbe vertreten. Obwohl einige meiner Schnitte eine solche Erklärung zulassen, habe ich keinen überzeugenden Beweis aus meinen Bildern gewonnen.

Auch bleibt die Möglichkeit offen, dass Trophoblastzellen sich an die Aussenwand eines Kapillargefässes legen und das Endothel zu Grunde richten. Fig. 56 würde eine solche Auslegung zulassen.

Wie dem auch sei, Thatsache ist, dass zwischen den Krypten immer neue trophoblastische Gefässe entstehen (Figg. 50, 51 und 55). Die Wand der Placentarregion ist inzwischen bedeutend dicker geworden, wie sich bei einem Vergleich der Figuren von Tafel I/II und der Figg. 12, 37, 38, 48, 49, 50 und 51 zeigt. Die anfänglich kleinen Auswüchse des Cytotrophoblastes sind zu Trophoblastkrypten geworden, die sich bedeutend verlängert haben. In den Figuren habe ich, der Deutlichkeit wegen die den Kern der Krypten bildenden Allantoiszotten fortgelassen; nur in Fig. 47 sind zwei Krypten mit Allantoiszotten abgebildet.

Die Längenzunahme der Krypten würde vielleicht einem immer centrifugalwärts gerichteten Fortwachsen des Trophoblastes zugeschrieben werden können. Wenn man aber den Abstand zwischen der Spitze der Trophoblastkrypten und der Drüsenschicht in Fig. 38 ins Auge fasst und diesen mit demselben Abstand in Figg. 48, 49 und 50 vergleicht, dann zeigt es sich, dass jener ziemlich konstant bleibt und also keine Rede mehr sein

kann von einer Längenzunahme der Krypten infolge eines Wachstums in der Richtung der Drüsenschicht.

Wie bei der Spitzmaus muss also auch beim Maulwurf die Längenzunahme der Krypten (Trophoblastknoten bei Sorex) einem Prozesse zugeschrieben werden, wobei das, die hohle Innenfläche der Placenta bekleidende, Cytotrophoblast in centripetaler Richtung wuchert. So kann z. B. ein im Stadium der Fig. 48 an der hohlen Innenfläche der Placentarregion liegender Punkt, in einem folgenden Stadium in der Wand einer Trophoblastkrypte zu liegen kommen, und also scheinbar centrifugalwärts an eine andere Stelle rücken.

Durch diese grosse Aktivität des Cytotrophoblastes bildet sich eine immer dicker werdende interkryptale Region. Bei der Besprechung der Ausbreitung des Netzes der trophoblastischen Gefässe (pag. 24) haben wir diese Region schon kennen gelernt (Figg. 49, 50 und 51). Sie besteht aus einem plasmodialen Gewebe, in welchem keine Zellgrenzen zu unterscheiden sind, mit zahlreichen, kleinen Kernen, welche vom Färbstoff weniger dunkel gefärbt sind als die ursprünglichen Cytotrophoblastkerne. Zahlreiche Gefässe entstehen in dieser Region, wie wir oben schon gesehen haben.

Dieses gefässführende interkryptale Gebiet bildet jetzt den Boden, in welchem neue, ebenso mit einem Kern blutführenden Allantoisgewebes versehene Krypten auftreten. Diese neuen Krypten, welche wir zum Unterschied der früher gebildeten, anfänglich wie Trophoblastknoten in die Mukosa hineindringenden, primären Krypten, sekundäre[1]) nennen wollen, werden von Auswüchsen der die hohle Innenwand der Placenta bekleidenden Cytotrophoblastschicht, in Gewebe ausschliesslich trophoblastischer Herkunft gebildet. Sie vermissen die Kappe von Plasmoditropho-

---

[1]) Vergl. für diese Namen: Hubrecht, Plac. Spitsmuis l. c. pag. 34.

blast der primären Krypten. Auch für die sekundären Krypten ist die weitere Längenzunahme in centripetaler Richtung zu suchen.

Haben wir im Vorhergehenden gesehen, dass kein bedeutendes Wachstum der Krypten in centrifugaler Richtung stattfindet, so ist dies wohl der Fall mit dem Plasmoditrophoblast. Nehmen wir wieder dieselben Figuren (38, 48, 49, 50 und 51) zum Vergleich, so sehen wir, dass schon in Fig. 48 einige Kerne des Plasmoditrophoblastes bis ganz in die Nähe der Drüsenschicht gedrungen sind. Dasselbe finden wir in den folgenden Figuren, wo wir wahrnehmen, dass der Plasmoditrophoblast zwischen den Mukosazellen dringt, diese zu Grunde richtet (vergl. Fig. 46) und selbst zwischen den Drüsenröhren gefunden wird (Fig. 51). Dieses plasmodiale Gewebe hat gewiss die Bedeutung von Deciduofrakten [1]).

In den Mukosazellen fand ich in Stadien, welche in Figg. 7 und 8 angedeutet sind, öfters karyokinetische Figuren. Der dadurch verursachten Zellenvermehrung schreibe ich eine Rolle beim Flächenwachstum der Placenta zu. In späteren Stadien ist fast alles zwischen den Kryptenspitzen und der Drüsenschicht liegende Mukosagewebe zu Grunde gegangen, und der Plasmoditrophoblast ganz an seine Stelle getreten (Figg. 9 u. 57).

Es scheint, wenn man Fig. 57 mit Figg. 50 und 51 vergleicht, als sei die Krypte in centrifugaler Richtung fortgewachsen. Dennoch muss auch hier die Längenzunahme und die scheinbare Ortsveränderung der Kryptenspitzen (wodurch diese in der Drüsenschicht zu liegen kommen) nicht einem aktiven Wachstum in der Richtung der Muskularis, sondern einer starken Ausdehnung der Uteruswand zugeschrieben werden. Die Folge davon ist, dass der Abstand zwischen Krypten und Drüsenschicht

---

[1]) Siehe: Hubrecht, Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXX, pag. 325. Bei Talpa sind diese Deciduofrakten trophoblastischer Herkunft.

bedeutend vermindert, ja selbst die ersteren zwischen der letzteren gedrängt werden können.

Aus den Figg. 50, 51 und 57 (in welchen man sich die weiss gelassenen Räume in den Trophoblastkrypten mit Allantoiszotten aufgefüllt zu denken hat) ist es deutlich, dass beim Maulwurf nicht ein so inniges Durcheinanderflechten des Trophoblast- und des Allantoisgewebes stattfindet, wie z. B. beim Kaninchen, beim Igel und bei der Spitzmaus. Bei Talpa findet man ziemlich massive Allantoiszotten, in welchen die Blutgefässe von zelligen Elementen begleitet und umgeben sind. Auf diese Weise wird die Placentarregion von breiten Bahnen Allantoisgewebes durchgraben (vergl. Figg. 9, 10 und 11 mit Fig. 58), welche immer von der aus einer Zellenreihe bestehenden, stark gefärbten Cytotrophoblastschicht begrenzt sind (Figg. 57 und 58).

Das interkryptale Gewebe, dessen Entstehen wir auf pag. 26 verfolgt haben, und zu welchem sich fortwährend neue Elemente fügen, welche das Dickenwachstum der Placenta verursachen (Figg. 9, 10 und 11), wird mehr und mehr zu einem gefässbildenden und -führenden Gewebe reduziert. Durch die Bildung sekundärer und tertiärer Krypten, das Auftreten neuen, kleinkernigen Trophoblastgewebes in centripetaler Richtung, und das Entstehen neuer trophoblastischer Gefässe, welche mit früher gebildeten zusammenfliessen, entsteht schliesslich ein Zustand, wie in Fig. 58 abgebildet, welcher einem Stadium kurz vor dem Partus entnommen ist. Zwischen den Krypten finden wir hier ein Netzwerk von Blutbahnen (*l*) ausgesponnen, deren Wand einen endothelialen Charakter hat, welche aber nichts anders als die trophoblastischen Gefässe mit stark gedehnter Wand darstellen. Die Genesis dieser Gefässe, welche wir oben Schritt vor Schritt verfolgt haben, gestattet uns den prinzipiellen Unterschied zwischen diesen und den mütterlichen Kapillaren der Figg. 34, 35, 39 und 40 stark hervorzuheben.

Das mütterliche Blut in jenen Pseudokapillaren, und das

embryonales Blut führende Allantoisgewebe, werden jetzt nur durch die Wand der Krypten und das Pseudo-endothelium (beide trophoblastischer Herkunft) getrennt. Ein osmatischer Austausch zwischen den beiden Blutbahnen (der Mutter und des Embryos) ist möglich, wenn Allantoisgefässe an der Wand der Krypten verlaufen, wie es überall in den Zotten stattfindet.

Ein in den letzten Stadien der Schwangerschaft auftretender Vorgang ist das Angreifen der Drüsen durch den Plasmoditrophoblast. In den Figg. 7 und 8 dargestellten Stadien finden wir, dass die mit rot angedeuteten Drüsenröhren noch durch das gefässführende interkryptale Gewebe verlaufen, und an ihrer an der Innenwand des Uterus liegenden Mündung jene eigentümlichen Kuppeln bilden, wovon oben (pag. 12, Fig. 17) die Rede gewesen ist. Weil wir gesehen haben, dass die Dickenzunahme der Placenta grösstenteils von einem centripetalwärts gerichteten Wachstum hervorgerufen wird, müssen also die kuppelförmigen Ausmündungsstellen centripetal versetzt werden, wofür eine starke Dehnung der Drüsenröhren notwendig ist.

In späteren Stadien (Figg. 9 und 10) finden wir nur die eigentümlichen, kuppelförmigen Ausmündungsstellen der Drüsen. Die Drüsenröhren, welche die Drüsenöffnungen und die unter der Muskularis liegende Drüsenschicht verbinden, werden nicht mehr gefunden. In Zusammenhang mit den unten zu erwähnenden Zerstörungsvorgängen in der Drüsenschicht, müssen wir hier wahrscheinlich an eine Auflösung des Epithels der Drüsenröhren durch Deciduofrakten gleichzeitig mit dem Angreifen des höher gelegenen Drüsenepithels denken. So geht die Drüsenröhre allmählich zu Grunde und bleibt nur die Stelle, wo sie an der Innenwand der Placenta mündete, zu erkennen. Die hier beschriebene Degeneration der radiär gerichteten Drüsengänge wird höchstwahrscheinlich noch beschleunigt durch die Umgestaltungen, welche die kapillare Cirkulation in der Placentarregion erleidet.

In den Drüsen der bis kurz vor dem Partus sich ziemlich gleichbleibenden Drüsenschicht zeigen sich nun Vorgänge, welche auf ein Angreifen und Zerstören des Drüsenepithels unter dem Einfluss des Plasmoditrophoblastes deuten. In Fig. 59 findet man verschiedene auf einander folgende Stadien dieses Prozesses. Bei *a* erscheint an einer Stelle eine kleine Veränderung im Drüsenepithel, welche sich bei *b* schon über einen grossen Umfang ausgebreitet hat, und sich im Zugrundegehen der Kerne und in der Zerstörung der Drüsenwand zeigt. Endlich entsteht infolge der völligen Zerstörung der Drüsenwand, eine Höhlung mitten im Plasmoditrophoblast (*c*). Dieses Angreifen und Zugrunderichten der Drüsen, wovon wir im durch Fig. 10 repräsentierten Stadium die ersten Spuren finden, hat zur Folge, dass in dem folgenden, einen Uterus sehr kurz vor dem Partus darstellenden Stadium (Fig. 11) nur noch wenige Spuren des Drüsenepithels gefunden werden. Fast die ganze Placenta wird nun gebildet vom gewucherten Trophoblast, in welches die massiven Allantoiszotten hineingedrungen sind. Der grösste Teil der Placenta besteht aus Geweben cytotrophoblastischer Herkunft, nämlich: 1. der Wand der trophoblastischen Krypten, 2. dem Pseudoendothelium der trophoblastischen Gefässe, und 3. kleinkernigem Gewebe an der hohlen Innenwand der Placenta, welches hier an dem Allantoisgewebe schliesst. Unter der Muskularis findet man noch Plasmoditrophoblastkerne in ihrem wenig gefärbten Plasma. Der Plasmoditrophoblast ist aber in diesem Stadium bedeutend reduziert, im Vergleich mit früheren Stadien.

Untersucht man die Gebärmutter post partum, so findet man die Allantoiszotten überall aus den Krypten gezogen und diese selbst stark zusammengedrückt. Dadurch, dass die Allantoiszotten ziemlich massiv bleiben, und nicht jene äusserst komplizierte Verzweigung durchmachen, wie bei anderen Tieren, wodurch schliesslich jede einzelne Allantoiskapillare von Trophoblastgewebe umgeben ist, ist es möglich, dass die Zotten

aus ihren Krypten gezogen werden. Beobachtungen eines Maulwurfsweibchens in Gefangenschaft während des Partus haben dies vollkommen bestätigt.

Die Placenta wird nicht ausgestossen und bleibt nach der Geburt des Fötus an der Uteruswand befestigt. Sie wird in den weiteren, Rückbildungsstadien (post partum) in loco resorbiert. Diese Vorgänge werde ich aber jetzt nicht berücksichtigen, weil ich später etwas darüber zu veröffentlichen hoffe.

Rekapitulieren wir kurz das Vorhergegangene, so konstatieren wir beim Zustandekommen der Placenta von Talpa die folgenden Vorgänge:

A. In den Geweben der Gebärmutter:

Infolge einer subepithelialen Bindegewebswucherung in der antimesometralen Region der Uteruswand, entstehen lokale Erweiterungen in den Uterushörnern, die sogenannten Eikammern. Unter direkter oder indirekter Wirkung des Trophoblastes der Keimblase geht das Uterusepithel in den Eikammern zu Grunde. In der antimesometralen Partie der Eikammerwand, wo die Placenta sich bildet, wird das mütterliche Gewebe, infolge der Trophoblastwucherung, allmählich verdrängt und zu Grunde gerichtet. Schliesslich bleibt dieses letztere nur vergegenwärtigt durch die Muskularis mit einigen unter derselben liegenden Resten der Drüsenschicht und durch die Blutkörperchen in den trophoblastischen Gefässbahnen.

B. In den Geweben des Embryos:

Der Trophoblast breitet sich allmählich an der Innenwand der Eikammer aus, und richtet das Uterusepithel zu Grunde. Zugleich verdoppelt sich die Trophoblastschicht und nimmt die Aussenschicht den Charakter eines Pseudoepithels des Uterus an. Während in der mesometralen Region der Wand, beide Trophoblastschichten denselben Charakter haben, kann man in der Placentarregion die Innenschicht (Cytotrophoblast) und

die Aussenschicht (Plasmoditrophoblast) unterscheiden. Erstere bildet primäre Krypten, welche anfänglich in die Mukosa hineindringen. Später aber findet ihre Längenzunahme in centripetaler Richtung statt infolge einer Wucherung des Cytotrophoblastes in derselben Richtung. So entsteht zwischen den Krypten eine plasmodiale Schicht cytotrophoblastischer Herkunft.

In dieser interkryptalen Schicht entstehen Gefässe, deren Wand vom Cytotrophoblast gebildet wird. Diese treten mit mütterlichen Kapillaren in Verbindung und werden so mit mütterlichem Blut gefüllt.

Zugleich entstehen neue, sekundäre Krypten in der beständig in Dicke zunehmenden interkryptalen Region. Die Krypten füllen sich mit blutführenden Allantoiszotten.

Der die Spitzen der primären Krypten wie eine Kappe umhüllende Plasmoditrophoblast, dringt tiefer in die Mukosa hinein und richtet sie zu Grunde. Auch die Drüsen werden vom Plasmoditrophoblast angegriffen.

Schliesslich wird die ganze Placentarregion ausschliesslich von Elementen des Cytotrophoblastes und der Allantois eingenommen. Das Cytotrophoblast finden wir dann dargestellt in der Wand der Krypten und in jener der zwischen den Krypten liegenden trophoblastischen Gefässbahnen und Lakunen.

IV. Übersicht der Litteratur über die Placentation von Talpa. Kritik der Abhandlung von Strahl.

Es ist in der Litteratur nur wenig über die Placentation von Talpa zu finden. Die meisten Autoren, welche darüber berichten, beschreiben nur die äussere Gestalt, oder einige wenige anatomische Besonderheiten, ohne sich weiter mit den histogenetischen und histolytischen Prozessen zu beschäftigen.

Owen[1]) vergleicht die Maulwurfsplacenta mit der Kuh-

[1]) Comparative Anatomy. Vol. III, pag. 730.

cotyledo. Die Uteruswand, an welcher die Placenta befestigt ist: „Shows a fine areolar structure, penetrated by the foetal placentary filaments, which are often brought away, as in the rat, distinct from the maternal structure, like the foetal cotyledon in the cow.“

Ebenso setzt Ercolani[1]) voraus, dass beim Maulwurf: „Non esiste alcun intimo rapporto fra la porzione fetale e la materna della placenta che snucleano assai facilmente fra di loro . . . . lo snucleamento delle dette parti avvenga in questo animale con una facilità assai piu grande di quella, che deve avvenire nei cotiledoni di alcuni cervi.“

Heape[2]) handelt nur über die Entwickelung des Maulwurfs; er giebt eine Abbildung einer, an ihrer Oberfläche mit Knötchen besetzten Keimblase, welche er in die Drüsenmündungen hineinwachsen lässt.

Lieberkühn[3]) erwähnt, dass die Knoten nicht in die Drüsen hineinwachsen. Auch berichtet er über die Kuppeln an den Drüsenmündungen (siehe oben, Seite 12 und Fig. 17), ohne zu entscheiden, was eigentlich ihre Bedeutung ist.

Fleischmann[4]) bespricht das gegenseitige Verhältnis der Eihäute bei Talpa, und bemerkt, dass die Allantois auf der Placentarregion beschränkt bleibt.

Hubrecht[5]) erwähnt, dass beim Maulwurf: „The larger portion of the placenta remains attached to the maternal tissues, and that instead of being shed, as in the hedgehog, it is gradually submitted to a process of resorption.“ Zugleich kon-

1) Nuove ricerche sulla Placenta nei pesci cartilag. e nei mammiferi, in: Memorie Accad. Scienze Ist. Bologna, Vol. X, 1879, pag. 912

2) The development of the mole, in: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXIII, 1883.

3) Über die Einwachsung der Chorionzotten des Kaninchens, in: Marb. Sitzungsber., 1884, Nr. 4.

4) Embryologische Untersuchungen, Heft 2.

5) Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXX, pag. 346.

statiert er den bedeutenden Unterschied, welcher post partum zwischen Igel und Maulwurf besteht.

Endlich sind einige kleinere Mitteilungen von Strahl[1]) über die Placenta von Talpa und die dabei auftretenden histologischen Prozesse zu erwähnen. In einer späteren, ausführlicheren Abhandlung[2]) erörtert er eingehender, wie die Placenta zustande kommt, und giebt dazu erläuternde Bilder.

Diese Abhandlung ist es, wovon ich früher (in der Einleitung) gesprochen habe. Um die Beschreibung meiner eigenen Untersuchung nicht zu unterbrechen, habe ich dieselbe einem Vergleich der Resultate von Prof. Strahl mit den meinigen vorangehen lassen.

Im jüngsten, von Strahl untersuchten Stadium, war noch keine Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand. Dasselbe ist also jünger als das in Fig. 1 von mir abgebildete Stadium. Übrigens stimmt sowohl die von Strahl gegebene Beschreibung, sowie seine Zeichnung dieses Stadiums, in welchem „die Keimblase frei im Uterus liegt", überein mit dem, was ich im jüngsten Stadium gefunden habe. Wenn man Strahls Fig. 4 mit meiner Fig. 1 vergleicht, findet man die Stellen, wo die erste Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand stattfinden wird.

Nun folgt bei Strahl auf diesem Stadium gleich die Beschreibung eines älteren, wo das Amnion schon geschlossen ist, und es „gleichzeitig zur festeren Vereinigung des amniogenen Chorions mit der Uteruswand" kommt, so „dass beide ‚Fläche an Fläche, mit einander verkleben." Kleine „Ektoblastzotten"

1) Untersuchungen über den Bau der Placenta I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand, in: Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abteil., 1889. Über den Bau der Placenta von Talpa europaea und über Placentardrüsen, in: Anat. Anz. 1890, pag. 362.

2) Untersuchungen über den Bau der Placenta V. Placenta von Talpa Europaea, in Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1892.

fangen schon an sich zu bilden. Am Rande der Placentarregion ist die Verbindung zwischen „Chorion“ und Uteruswand noch sehr locker. Mesometral zeigt sich schon eine Verbindung zwischen „Omphalochorion“ und Uterusepithel.

Aus dieser kurzen Beschreibung und Fig. 5 von Strahl ergiebt sich, dass wir hier ein Stadium vor uns haben, das ungefähr übereinstimmt mit dem von mir in Fig. 3 abgebildeten.

Wie wir früher sahen, ist in diesem Stadium das Uterusepithel über einem grossen Teil der Placentarregion schon zerstört, und der Plasmoditrophoblast an seine Stelle getreten. Ebenso findet Strahl die Mukosa von einer doppelten Zellschicht bekleidet, wie er in seiner Fig. 10 abbildet. Er deutet dies aber so, dass „der Ektoblast des amniogenen Chorions“ (unser Trophoblast) „und das Epithel des Uterus Fläche an Fläche (sich) aneinander fügen.“ Dieses ist zu begreifen, wo er gerade die höchst wichtigen, der Schliessung des Amnions unmittelbar vorhergehenden Stadien in seiner Reihe vermisst, und er also nichts vom allmählichen Zugrundegehen des Epithels und von dessen Verdrängung durch den Plasmoditrophoblast wahrgenommen hat. Wenn man Strahls Fig. 10 mit meiner Fig. 12 vergleicht und auch meine Figg. 16 und 17 noch einmal nachschlägt, wird man begreifen, wie leicht eine Auffassung, wie diejenige Strahls, erklärlich ist; und wie er zu der folgenden Meinung kommt: „Die Verfolgung dieser beiden Zellanlagen lässt es ausser Zweifel, dass es sich in denselben um das Uterusepithel und den Ektoblast des amniogenen Chorions handelt.“

Hier ist also eine prinzipielle Meinungsverschiedenheit zwischen Strahl und mir. Weil Strahl keine Spur des Zugrundegehens des Uterusepithels gefunden hat, setzt er voraus, dass er bestehen bleibt, und deutet er die Zellschicht zwischen dem dunkel gefärbten Cytotrophoblast und dem Mukosagewebe als Uterusepithel.

Dieselbe Auffassung führt Strahl dazu, um die deutlich begrenzte Zellschicht, welche die Spitzen der fingerförmigen Auswüchse des „Ektoblastes" bekleidet, als Uterusepithel zu deuten. Dass diese Zellschicht dieselbe ist wie diejenige, welche ich Plasmoditrophoblast genannt habe, folgt aus dem von Strahl pag. 14 und 15 Gesagten:

„Kleine fingerförmige Fortsätze des Ektoblast senken sich in den Placentarwulst ein, an ihrer freien Fläche überzogen von einer deutlich abgegrenzten Zellschicht. Ich stehe nicht an, dieselbe für das Epithel des Uterus zu halten, wenn dieses auch Veränderungen gegenüber dem vorhergehenden Stadium zeigt und namentlich an der freien Fläche nicht überall mit gleicher Schärfe wie früher sich gegen den Ektoblast absetzt."

Dieses stimmt ganz überein mit dem von mir Seite 14 Gesagten, nämlich dass der Plasmoditrophoblast an einigen Stellen, d. h. wo sich Trophoblastkrypten bilden werden, sich mehr anhäuft und in das Mukosagewebe hineindringt, während es sich von den dazwischen gelegenen Stellen zurückzieht[1]). Die Abbildung, welche Strahl in seiner Fig. 11 giebt, stimmt ganz mit meiner Fig. 38 überein, wenn wir die dunkle bei Strahl die Spitze der Auswüchse bekleidende Kappe der Kappe von Plasmoditrophoblast in meiner Abbildung gleich setzen. Weil Strahl keine Mitteilungen macht über das Verhältnis der verschiedenen Elemente dem Färbstoff gegenüber, ja selbst nichts über den von ihm benutzten Färbstoff erwähnt, stehe ich nicht an, die dunkle Schicht in seiner Figur identisch mit der schwach gefärbten in der meinigen zu erklären. Es scheint mir, dass die Argumente Strahls, hier noch von einem Uterusepithel zu sprechen, nicht stichhaltig sind:

„Ich nehme an", sagt er nämlich, „dass auch an dieser Stelle noch eine Epithellage vorhanden ist, weil ich keinerlei

---

[1]) Vergl. pag 14, Anmerkung.

Anhaltspunkte habe, dass sie in so kurzer Zeit zu Grunde gegangen sei, ohne dass man das Absterben der Zellen bemerkt haben sollte und weil mir von anderen Tierformen her das Erhaltenbleiben des Uterusepithels bekannt ist. Endlich und hauptsächlich weil man an einzelnen Stellen des Placentarrandes erkennt, wie die einwachsende Zotte von einer Fortsetzung des hier sehr hohen und sehr deutlichen Uterusepithels nicht nur überzogen ist, sondern mit diesem gewissermassen eine Masse bildet".

Gegen den ersten Punkt erwähne ich, dass Strahl nicht im Besitz war desjenigen Stadiums, in welchem die Keimblase anfängt sich an die Uteruswand zu legen. Dieses doch würde ihn wie mich überzeugt haben, dass wirklich ein Absterben der Epithelzellen stattfindet.

Was den zweiten Punkt angeht, man soll sich vielleicht auf keinem Gebiet mit grösserer Behutsamkeit auf andere Spezies beziehen, als eben auf dem der Genesis der Placenta. Bei fast allen untersuchten Arten ist eine verschiedene Entwickelungsgeschichte der Placenta konstatiert.

Der dritte Punkt endlich, ist meiner Auffassung günstiger wie derjenigen Strahls. Wahrscheinlich haben wir hier den allerersten Anfang der Bildung eines Trophoblastknotens, wo der Plasmoditrophoblast noch eine zusammenhängende Schicht bildet und also die Kappe über der Knotenspitze eine Fortsetzung der deutlich differenzierten unmittelbar an den Mukosazellen liegenden Schicht ist (siehe meine Fig. 37). Die Thatsache, dass beide Zellschichten, von mir Cytotrophoblast und Plasmoditrophoblast genannt, zusammen eine Masse bilden, spricht eher für einen genetischen Zusammenhang der beiden, wie für eine ganz verschiedene Herkunft.

Fig. 15 a von Strahl erklärt wenig, und würde auch das Gegenteil des von Strahl Behaupteten darstellen können. Man findet nämlich, dass das mit einer dunkleren Schattierung ange-

deutete Uterusepithel da, wo der Knoten anfängt, plötzlich aufhört, während dieser selbst ganz von Elementen, welche vollkommen mit denjenigen des „Chorionektoblastes" übereinstimmen, gebildet ist.

Auch in der mesometralen Region behauptet Strahl, dass beide Schichten, Uterusepithel und „Omphalochorion" bestehen bleiben. Es ist sehr begreiflich, dass er die Stadien, in welchen der Unterschied zwischen dem echten Uterusepithel und dem Trophoblast deutlich zu sehen ist, vermissend, die an den Mukosazellen grenzende Schicht als Uterusepithel deutet. Die beiden Trophoblastschichten zeigen hier nicht den histologischen Unterschied, welcher sie in der Placentarregion deutlich von einander sondert. Fig. 16 von Strahl stimmt ganz mit meiner Fig. 24 überein; auch Bilder wie Strahls Fig. 18 habe ich in meinen Schnitten gefunden, sehe mich aber gezwungen, sie auf einer anderen Weise — nämlich wie oben (Seite 16 und 17) auseinander gesetzt ist — zu erklären. Diese Bilder sind übrigens ganz auf Verhältnissen, wie den in meiner Fig. 24 dargestellten, zurückzuführen.

In der Erklärung der über den Drüsenmündungen gelegenen Kuppeln stimmen Strahl und ich überein. Strahl giebt ihnen den Namen „Chorionblasen". Weil der kleine Bezirk des sich hier noch vorfindenden Uterusepithels sich scheinbar in der Bekleidung des Trophoblastknotens fortsetzt, findet Strahl darin eine Stütze für seine Auffassung (Fig. 17).

Im Bindegewebe der Placentarregion findet Strahl „grosse, plasmareiche, bisweilen mehrkernige Körper, welche in mancher Beziehung Übereinstimmung mit den menschlichen Decidualzellen zeigen". In diesen „Zellterritorien" sehe ich Gruppen Plasmoditrophoblast mit ihren Kernnestern, wie dieselben in Querschnitten überall zwischen den Mukosazellen gefunden werden. Auch die trophoblastischen Gefässe erwähnt Strahl; er nennt sie aber: „erweiterte und von vergrösserten Endo-

thelien ausgekleidete mütterliche Kapillargefässe". Man vergleiche Strahls Fig. 13 mit meiner Fig. 50; wenn die erstere um 180^0 gedreht ist und man sich die Allantoiszotten aus den Krypten gezogen denkt, wird die Übereinstimmung von beiden Figuren deutlich sein.

Auch Fig. 15b von Strahl streitet nicht mit meiner Auffassung. In Präparaten ähnlicher, horizontaler Schnitte fand ich ganz dasselbe was in Strahls Figur abgebildet ist. In den auf dieser Weise dargestellten quer durchschnittenen Krypten und Allantoiszotten fand ich in der Richtung von innen nach aussen: Allantoisgewebe mit Kapillaren, den die Kryptenwand bildenden Cytotrophoblast, Plasmoditrophoblast, Mukosagewebe mit trophoblastischen Gefässbahnen. Die in Strahls Figur weiss gelassene Zone zwischen dem sogenannten Uterusepithel und dem Bindegewebe repräsentiert dann den Plasmoditrophoblast.

In späteren Stadien findet Strahl, wie ich, das interkryptale Gewebe ganz von Blutbahnen eingenommen. Er deutet sie aber als mütterliche Kapillaren. Die eigentümlichen „Zellterritorien" zwischen den Krypten sind verschwunden; in der Drüsenschicht sind sie aber noch da. Diese letztere wird im ältesten Stadium stark reduziert und die Drüsen füllen sich mit Detritus und Blut. Die Trophoblastkrypten (Strahls „Zotten"), für welche Strahl ein aktives Wachsen in centrifugaler Richtung voraussetzt, erreichen mit ihren Spitzen die Muskularis. An diesen Spitzen ist das „Chorionepithel" am deutlichsten.

Am Rande der Placenta, wo noch kleine primäre Krypten von Plasmoditrophoblast umgeben erscheinen, findet Strahl wieder in dem Vorhandensein dieser doppelten Schicht einen Beweis für das Erhaltenbleiben des Uterusepithels.

Weder im Text, noch in den Figuren, welche ein wenig deutlicher sein könnten, habe ich etwas gefunden, was mit der

von mir gegebenen Erklärung der bei der Genese der Maulwurfsplacenta stattfindenden Prozesse streitet.

Strahl hat augenscheinlich das nämliche wie ich gesehen; durch seine Annahme des Erhaltenbleibens des Uterusepithels kommt er aber zu ganz anderen Schlüssen.

Der Grund seiner, nach meiner Ansicht unrichtigen Auffassung der histogenetischen und histolytischen Prozesse, ist hierin gelegen, dass er einen Fehler, wofür er selbst auf Seite 4 warnt, begangen hat:

„Ich halte aber ein ... namentlich für jüngere[1]) Stadien möglichst reiches Material auch für unerlässlich, wenn es sich darum handelt, nicht einzelne Fragen zu besprechen, sondern einen Überblick über den Entwickelungsgang einer bestimmten Form zu gewinnen.

Versuche, wie sie neuerdings gemacht sind, allein aus den vorgeschrittenen[2]) Stadien einer Placenta heraus deren Aufbau zu konstruieren, haben zu den bedauerlichsten Irrtümern geführt, mit deren Eliminierung dann die späteren Arbeiten wieder zu kämpfen haben."

Schliesslich ist noch ein Faktor da, welcher wahrscheinlich die von Strahl erhaltenen Resultate beeinflusst hat, nämlich der Zustand seines Materials. Strahl selbst ist so aufrichtig, dieses anzudeuten, wenn er im Anfang seiner Abhandlung sagt, sein Material sei nicht ganz frisch gewesen. Wenn je gut konserviertes, frisches Material eine erste Bedingung ist, um vertrauenswerte Resultate zu erzielen, so ist dieses gewiss der Fall bei embryologischen Untersuchungen.

---

1) Ich kursiviere.
2) Ich kursiviere.

Erklärung der Tafeln.

Benutzte Abkürzungen.

a. Amnion.
all. Allantois.
cap. Kapillargefäss.
cr. Trophoblastkrypte.
cy. Cytotrophoblast.
hyp. Hypoblast.
kl. Drüsenschicht.
l. Trophoblastische Gefässbahn.
m. Mukosagewebe.
pl. Plasmoditrophoblast.
sm. Somatisches Mesoblast.
sp. Muskularis.
tr. Trophoblast.
u e. Uterusepithel.

Tafel I/II.

Querschnitte der Eikammer in aufeinanderfolgenden Stadien der Schwangerschaft. Vergr. 14.

Die Figuren sind mit der Camera gezeichnet und nachher in gleichem Massstabe verkleinert.

Das embryonale Gewebe ist schwarz, das mütterliche Gewebe rot angedeutet.

Das dicke, rote Band stellt die Muskularis dar.

Die Drüsen sind nur auf einigen wenigen Stellen angedeutet, um die relative Dicke der Drüsenschicht zu zeigen. In den Figg. 9—11 ist die Zahl der Krypten in Wirklichkeit grösser und ihre Breite geringer als hier deutlichkeitshalber angegeben ist.

Die kleinen Ziffern korrespondieren mit den Nummern der Figuren in den folgenden Tafeln. Die punktierte Linie deutet die Stellen an, welche in den so nummerierten Figuren stärker vergrössert sind. Eine Ziffer in Parenthese bedeutet, dass die damit übereinstimmende Figur einem nicht in Tafel I/II abgebildeten, aber doch zu einem gleichalterigen Stadium gehörenden Uterus entnommen ist.

Fig. 1. Die Keimblase hat sich (im Querschnitt) an zwei Stellen an die Uteruswand gelegt. Das Uterusepithel ist dort zu Grunde gegangen. Antimesometral ist die Drüsenschicht der Uteruswand stark entwickelt. Eine subepitheliale Bindegewebswucherung ist aufgetreten. Links eine Drüse mit

Trophoblastkuppel. Im Querschnitt der Eikammer 85 *b*, welcher Fig. 17 entnommen ist, liegt diese Drüse an der rechten Seite. Die Keimblase muss man sich mesometral nach aussen gestülpt denken.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 67 *c*, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 2. Die Keimblase hat sich über eine grössere Oberfläche an die Uteruswand gelegt. Bei *a* ist die Amnionfalte. Die subepitheliale Bindegewebswucherung ist stärker entwickelt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *c*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 3. In der Placentarregion ist fast überall das Uterusepithel zu Grunde gegangen. Erstes Erscheinen von Trophoblastkrypten. Das Amnion ist geschlossen. Die die obere Wand des Dottersackes bekleidende Area vasculosa ist schwarz punktiert. Mesometral legt sich der Trophoblast auf einigen Stellen an die Uteruswand.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 150 *b*, 2, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 4. Mit Ausnahme der Region unter der Placenta (die ringförmige Zone) ist das Uterusepithel überall zu Grunde gegangen. Trophoblastkrypten haben sich weiter entwickelt. In einige dringen kleine Auswüchse der Area vasculosa hinein.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 5. Placentarregion. Die Allantois fängt an sich an dem Diplotrophoblast auszubreiten, und den Dottersack mit seiner Area vasculosa zu verdrängen. Der Dottersack wird nach innen gestülpt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 55 *c*, 1 *r*, 13 *s*.

Fig. 6. Placentarregion. Die Area vasculosa ist ganz aus dem Gebiete der Placentarregion verdrängt. Die Allantois hingegen hat sich fast über die ganze Placentarregion ausgebreitet und sendet einen Gewebekern in die Krypten hinein.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 125 *a*, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 7. Placentarregion. Die Allantois bekleidet die ganze Innenwand der Placentarregion. Die Drüsenröhren verlaufen noch ununterbrochen durch die ganze placentare Wand.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 1, 1 *r*, 10 *s*.

Fig. 8. Placentarregion. Die Krypten werden immer länger infolge centripetaler Trophoblastwucherung, und zahlreicher infolge der Bildung sekundärer Krypten.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 143 *a*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 9. Ein Teil der Placentarregion. Die letztere wird bedeutend dicker infolge der stets fortschreitenden Trophoblastwucherung. Infolge der Zerstörung des Mukosagewebes und starker Dehnung der Uteruswand dringen die Krypten bis zwischen die Drüsenschicht durch. Die Drüsenröhren, welche die Drüsenschicht mit der Innenfläche der Placenta verbanden, sind zu Grunde gegangen. Die Kuppeln über den Stellen, wo Drüsen ausmündeten, sind noch anwesend.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 167 *c*, 1, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 10. Ein Teil der Placentarregion. Ein noch weiter entwickeltes Stadium.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 175 *a*, 2, 1 *r*, 3 *s*.

Fig. 11. Ein Teil der Placentarregion. Stadium kurz vor dem Partus. Fast die ganze placentare Wand wird von Gewebe embryonaler Herkunft gebildet. Die Drüsenschicht ist stark reduziert.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 118 *a*, 2, 2 *r*, 2 *s*.

Tafel III/IV.

Fig. 12. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Teil eines Querschnittes der Uteruswand in der Region, wo die subepitheliale Bindegewebswucherung sich gebildet hat. Links sind Uterusepithel und Trophoblast noch unabhängig von einander. Rechts hat sich der Trophoblast an die Uteruswand gelegt, und hat die Zerstörung des Uterusepithels schon angefangen. Zwischen den Zellen dieses letzteren sind Trophoblastzellen gedrungen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 67 *c*, 1 *r*, 3 *s*.

Fig. 13. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Uterusepithel und Trophoblast auf einer Stelle, wo sie Fläche an Fläche aneinander liegen und das erstere zu Grunde geht. Kerne des Trophoblastes liegen zwischen den an ihren schwachen Umrissen erkennbaren Kernen des Uterusepithels. Links und rechts ist das Uterusepithel noch nicht angegriffen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 67 *c*, 3 *r*, 2 *s*.

Fig. 14. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Trophoblast dem Uterusepithel unmittelbar anliegend. In der oberen Hälfte zwischen *x* und *z* ist das Uterusepithel noch wie eine ununterbrochene Zellschicht anwesend; bei *z* wird es schon angegriffen. Im Trophoblast sind Kernteilungsfiguren sichtbar, und ist die erste Andeutung einer zweiten Schicht, des Plasmoditrophoblastes, gegeben. Die Unterbrechung bei *xx* und der Raum *y* sind künstliche.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 *c*, 2 *r*, 4 *s*.

Fig. 15. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Der Trophoblast ist im Begriff das Uterusepithel zu Grunde zu richten. Grosse Trophoblastkerne liegen schon hier und dort an der Stelle des Uterusepithels. Im Plasma, um jene Kerne herum, findet man verschiedene Elemente, welche sich als Reste von Epithelzellen anzeigen (bei *r*). Der Unterschied zwischen dem nicht zerstörten Uterusepithel und der plasmodialen, auf der Berührungsstelle das Uterusepithel vertretenden Schicht ist deutlich zu sehen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 *c*, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 16. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Ein Teil der placentaren Wand, wo das Uterusepithel vollkommen zerstört ist, und eine Schicht Plasmoditrophoblast an seine Stelle getreten ist. Aus dem Cytotrophoblast werden noch neue Elemente dem Plasmoditrophoblast zugefügt. Beide Zellschichten sind noch deutlich vom Mukosagewebe abgegrenzt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 *b*, 1 *r*, 20 *s*.

Fig. 17. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Stelle, wo eine Drüse an der Innenfläche der Placentarregion mündet. Der Cytotrophoblast zeigt eine kuppelförmige, nach innen gerichtete Ausstülpung über der Drüsenmündung. Unter dieser Kuppel ist ein kleiner Bezirk des Uterusepithels erhalten, welches sich in dem die Drüsenröhre bekleidenden Epithel fortsetzt. In der Höhlung der Kuppel liegt Drüsensekret (*k s*).

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 *b*, 1 *r*, 13 *s*.

Fig. 18. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Eine Stelle der placentaren Wand, wo die allererste Andeutung des Hineindringens von Plasmoditrophoblastkernen in das Mukosagewebe ist. Bei *k* dringt ein wahrscheinlich durch direkte Teilung entstandener Kern, von einer Schicht schwach gefärbten Plasmas umgeben, in die Mukosa hinein.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *c*, 2, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 19. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe in einem älteren Stadium. Der Unterschied zwischen den Stellen, wo der Plasmoditrophoblast in die Mukosa hineindringt, und den dazwischen gelegenen Stellen, wo er sich mehr zurückzieht[1]), tritt auf den Vordergrund.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *b*, 2, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 20. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe, wo der genannte Unterschied noch deutlicher ist. Zwischen den beiden Stellen Plasmoditrophoblast liegt Mukosagewebe, in welchem ein Kapillargefäss, gerade über dem Cytotrophoblast, verläuft. In der Mitte der Figur, in der Nähe des Cytotrophoblastes, liegt noch ein von Mukosagewebe umgebener Plasmoditrophoblastkern.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *b*, 2, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 21. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Dasselbe. Der Cytotrophoblast zeigt eine kleine, centrifugalwärts gerichtete Ausstülpung auf den Stellen, wo der Plasmoditrophoblast in das Mukosagewebe hineindringt. Der Unterschied zwischen den embryonalen und den mütterlichen Elementen ist noch deutlich.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *b*, 3, 3 *r*, 1 *s*.

Fig. 22. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Dasselbe. Kleine, von einer Kappe Plasmoditrophoblast umgebene Cytotrophoblastknoten wuchern in die Mukosa hinein. Zwischen diesen Knoten ist der Plasmoditrophoblast verschwunden.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 15 *a*, 2, 2 *r*, 4 *s*.

Fig. 23. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Teil der Uteruswand unter der Placentarregion. Das Uterusepithel wird stark abgeflacht und hört endlich auf.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 150 *b*, 1, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 24. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Teil der mesometralen Uteruswand. Rechts die vom Hypoblast und Trophoblast gebildete Wand des Dottersackes und das Uterusepithel. Nach

---

1) Siehe Seite 14, Anmerkung.

der linken Seite ist das letztere zu Grunde gegangen, und liegt eine doppelte Trophoblastschicht an dem Mukosagewebe. Der Trophoblast zeigt sich hier wie ein plasmodiales Gewebe mit gleichartigen Kernen und mit Lakunen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 150 *b*, 1, 1 *r*, 6 *s*.

Fig. 25. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Dasselbe wie in Fig. 23. Ausserdem ist hier der Trophoblast angegeben, welcher sich an die nackte Mukosa legt, und an einigen Stellen schon einen Anfang der Bildung einer zweiten Trophoblastschicht zeigt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 26. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein Teil der Wand der Placentarregion. Einige Cytotrophoblastzellen haben sich in der Weise gruppiert, dass ihre Kerne in einem Kreis eine centrale Zelle umgeben. Damit ist das erste Erscheinen eines trophoblastischen Gefässes angedeutet.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 4 *r*, 15 *s*.

Fig. 27. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe wie in der vorigen Figur. Die centrale Zelle ist hier zu Grunde gegangen, sodass in der Mitte des Cytotrophoblastes ein Lumen liegt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 3 *r*, 8 *s*.

Fig. 28. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Das von Cytotrophoblastzellen eingeschlossene Lumen ist im Begriff, um aus dem Zusammenhang des Cytotrophoblastes losgeschnürt zu werden. In der Nähe verläuft ein mütterliches Kapillargefäss.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 2 *r*, 7 *s*.

Fig. 29. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Das trophoblastische Gefäss liegt ganz unabhängig von der Cytotrophoblastschicht, in der Mitte des Plasmoditrophoblastes. Die Kerne seiner Wandzellen sind bedeutend kleiner wie diejenigen der Zellen in der Cytotrophoblastschicht.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 1 *r*, 2 *s*.

Fig. 30. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Die trophoblastische Gefässbahn ist schon mit dem mütterlichen Blutgefässsystem in Verbindung getreten, wie sich aus der Anwesenheit mütterlicher Blutkörperchen in seinem Lumen zeigt. Der Cytotrophoblast ist auf der Stelle, wo das Gefäss abgeschnürt ist, bedeutend dünner als anderswo. Rechts und links liegt ein Trophoblastknoten.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 31. Leitz, Ok. 1, Obj. 6. Vergr. 300.

Eine aus dem Cytotrophoblast abgeschnürte trophoblastische Gefässbahn liegt mitten im Mukosagewebe (*m*). Rechts ist ein Trophoblastknoten und in der oberen Hälfte der Figur eine Kappe Plasmoditrophoblast tangentiell getroffen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 2, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 32 Leitz, Ok. 1, Obj. 6. Vergr. 300.

Eine trophoblastische Gefässbahn liegt im Plasmoditrophoblast.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 33. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Eine tangentiell getroffene Trophoblastkrypte, von einer Kappe Plasmoditrophoblast umgeben. An dem die Innenseite der Placentarregion bekleidenden Cytotrophoblast wird fast kein Plasmoditrophoblast mehr gefunden. Rechts eine trophoblastische Gefässbahn (*l*); links aus dem Cytotrophoblast getretene gefässbildende Zellen. Der Unterschied zwischen den gefässbildenden trophoblastischen Elementen und den Mukosazellen ist weniger ins Auge fallend. Rechts repräsentiert die Gruppe grosskerniger Zellen eine seitlich getroffene Krypte. Im Cytotrophoblast liegen eigentümliche Vakuolen, welche sehr wahrscheinlich von Bedeutung bei der Gefässbildung sind (siehe Seite 21).

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 34. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein mütterliches Kapillargefäss in der unmittelbaren Nähe des Cytotrophoblastes. Zwischen dem Kapillargefäss und dem Cytotrophoblast liegen gefässbildende Zellen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 2 *r*, 13 *s*.

Fig. 35. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein mütterliches Kapillargefäss zwischen Cyto- und Plasmoditrophoblast verlaufend.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 1 *r*, 11 *s*.

Fig. 36. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Teil der placentaren Uteruswand mit Cytotrophoblast, Plasmoditrophoblast und Mukosagewebe. Bei *l* ist ein Lumen (Vakuole?), um welches sich Trophoblastzellen fügen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 1 *r*, 6 *s*.

Tafel V/VI.

Fig. 37. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Teil der placentaren Uteruswand mit Muskularis, Drüsenschicht, subepithelialer Bindegewebswucherung und beiden Trophoblastlagen. Der Plasmoditrophoblast fängt an in die Mukosa hinein zu dringen, und wird von einem kleinen Cytotrophoblastknoten gefolgt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *c*, 1, 1 *r*, 10 *s*.

Fig. 38. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Ein älteres Stadium wie das der Fig. 37. Der Cytotrophoblastknoten hat sich ausgehöhlt und in eine Krypte verändert. Der Plasmoditrophoblast hat sich von den interkryptalen Regionen zurückgezogen. In diesen letzteren erscheinen zuerst die trophoblastischen Gefässe.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 39. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein mütterliches Kapillargefäss in Kommunikation mit zwei trophoblastischen Gefässen. Das Gefäss an der linken Seite liegt noch teilweise im Zusammenhang mit der Cytotrophoblastschicht.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 3 *r*, 4 *s*.

Fig. 40. Seibert, Ok, I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe. Rechts sind einige Zellen aus der Cytotrophoblastschicht getreten und haben Bedeutung für die Gefässbildung bekommen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 4 *r*, 11 *s*.

Fig. 41. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Zwei Trophoblastkrypten. Besonders an ihren Spitzen ist der Plasmoditrophoblast deutlich. Zwischen den Krypten tritt gefässbildendes Gewebe auf von cytotrophoblastischer Herkunft. Eine dünne Schicht somatischen Mesoblastes ist noch anwesend. Diese verschwindet bald, und ist dann wahrscheinlich mit dem Cytotrophoblast verschmolzen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 16 *s*.

Fig. 42. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

In dem zwischen den Krypten gelegenen Gewebe entstehen Lakunen, welche zusammenfliessen, und deren jede vielleicht als Vakuole aufgefasst werden muss. Durch die umgebenden cytotrophoblastischen Elemente kann die Wand noch näher verdickt werden.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 120 *b*, 2, 2 *r*, 8 *s*.

Fig. 43. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Um eine Lakune oder Vakuole herum entsteht eine Wand kleinkerniger, cytotrophoblastischer Elemente. Auch im Cytotrophoblast, welcher die Innenseite der placentaren Uteruswand bekleidet, sind in dieser Figur die eigentümlichen Vakuolen (vergl. Figg. 33, 42 und 44) aufgetreten.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 54 *b*, 1, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 44. Seibert, Ok. 1, Obj. IV. Vergr. 150.

Ein Teil der placentaren Uteruswand, wo ein Cytotrophoblastknoten sich zu bilden anfängt. Die Vakuolen sind sehr zahlreich. Bei *l* ist eine Andeutung beginnender Gefässbildung.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 45. Seibert, Ok. I, Obj. VII. Vergr. 690.

Kerne aus dem Plasmoditrophoblast in verschiedenen Stadien direkter Teilung.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 113 *a*, 1, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 46. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

In der Mitte der Mukosazellen der placentaren Uteruswand liegt ein plasmodiales Gewebe. Dieses ist Plasmoditrophoblast, welches von den die Kryptenspitzen umgebenden Kappen ausgehend, tiefer in die Mukosa hineindringt. Zwei spulenförmige Bindegewebszellen sind in ihrer rechten Hälfte schon grösstenteils vom Plasmoditrophoblast zerstört.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 55 *c*, 1 *r*, 4 *s*.

Fig. 47. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Zwei Trophoblastkrypten mit gefässführenden Allantoiszotten. Im sie umgebenden Plasmoditrophoblast liegen Kernreihen und -nester. Zwischen den Krypten in der Nähe des Cytotrophoblastes erscheinen gefässbildende Elemente.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 113 *a*, 1, 1 *r*, 11 *s*.

Fig. 48. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Teil der placentaren Uteruswand in ihrer ganzen Dicke. Stadium dem der Fig. 38 folgend. Die Krypten sind länger geworden infolge der Dickenzunahme der Placentarregion in centripetaler Richtung. Zwischen den Krypten

erscheinen nämlich neue cytotrophoblastische Elemente, welche durch centripetale Wucherung eine in Dicke zunehmende Schicht bilden. Ein paar Krypten sind nur teilweise in den Schnitten getroffen. Der Plasmoditrophoblast ist tiefer in die Mukosa hineingedrungen, und ist erkennbar an den weissen Bahnen und saftigen Kernen zwischen den Bindegewebszellen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 55 *c*, 1 *r*, 11 *s*.

Fig. 49. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Späteres Stadium wie das der Fig. 48. Die wuchernde, interkryptale Schicht hat an Dicke zugenommen. Neue trophoblastische Gefässe sind darin entstanden. Der Plasmoditrophoblast findet sich nur noch an der Spitze der Krypten und weiterhin in den tieferen Schichten der Mukosa.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 125 *a*, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 50. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 1, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 51. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 143 *a*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Zwei Stadien, auf das Stadium der Fig. 49 folgend. Eine bedeutende Dickenzunahme der Placentarregion im Vergleich mit dem Stadium der Fig. 37 ist zu beachten. Die interkryptale Schicht hat daran den grössten Anteil. Zahlreiche trophoblastische Gefässe umspülen die Krypten. Der Plasmoditrophoblast ist in centrifugaler Richtung weiter in die Mukosa und zwischen den Drüsen durchgedrungen, und hat die Drüsenröhren auseinander getrieben. In Fig. 51 ist fast alles Mukosagewebe verdrängt vom Plasmoditrophoblast. Centrifugalwärts von der gefässführenden Trophoblastschicht ist noch unangegriffenes Mukosagewebe.

Tafel VII/VIII.

Fig. 52. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Bildung trophoblastischer Gefässbahnen in der interkryptalen Region.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 120 *b*, 2, 1 *r*, 3 *s*.

Fig. 53. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Bildung trophoblastischer Gefässbahnen aus der Kryptenwand. Die Figur stellt die Gegend zwischen zwei Krypten dar. Das grosse Gefäss in der Mitte ist ein mütterliches Kapillar, dessen Wand schon teilweise von Trophoblastzellen gebildet wird. Bei *l* entstehen Gefässe aus dem die Kryptenwand bildenden Cytotrophoblast.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 2, 2 *r*, 9 *s*.

Fig. 54. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Bildung trophoblastischer Blutbahnen aus der Kryptenwand und Verbindung dieser Gefässe mit einem mütterlichen Kapillare. In der Mitte liegt eine quer getroffene Krypte mit einem nur im Umriss angegebenen Allantoisvillus. Die Zellreihe *cy*, welche die Figur unten begrenzt, gehört einer Kryptenwand. Zwischen den beiden Krypten läuft ein Kapillargefäss, welches sich an verschiedenen Stellen mit trophoblastischen Gefässen verbindet.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 1, 1 *r*, 2 *s*.

Fig. 55. Leitz, Ok. 1, Obj. 6. Vergr. 300.

Trophoblastkrypten und dazwischenliegende gefässbildende Schicht.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 125 *a*, 3 *r*, 2 *s*.

Fig. 56. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Mütterliches Kapillargefäss in der Nähe des Cytotrophoblastes. Es ist von trophoblastischen Elementen umgeben; es besteht grosse Wahrscheinlichkeit, dass die letzteren an die Stelle des Endothels treten und so eine trophoblastische Blutbahn bilden.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 120 *b*, 2, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 57. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Ein Fig. 51 folgendes Stadium. Die gefässführende interkryptale Schicht, durch die Wucherung des Cytotrophoblastes entstanden, hat noch an Dicke zugenommen. Eine dunkel gefärbte Zellreihe bleibt als Wand der Krypten erkennbar. Die Kryptenspitzen sind durch Dehnung der Uteruswand und Auflösung des Mukosagewebes zwischen den Drüsen durchgedrungen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 167 *c*, 1, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 58. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 175 *a*, 2, 1 *r*, 3 *s*.

Fig. 59. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 175 *a*, 2, 2 *r*, 1—6 *s*.

Stadium kurz vor dem Partus. Fig. 58 repräsentiert einen Teil der Placenta an der Innenseite der Eikammer; Fig. 59, einen Teil unter der Muskularis. Massive Allantoiszotten füllen die Krypten. Das interkryptale Gewebe ist zum Pseudoendothel der die Krypten umspülenden trophoblastischen Blutbahnen reduziert. Nur an der Innenseite der Placenta ist nicht alles Gewebe zur Gefässbildung benutzt; hier ist es noch ziemlich kompakt. Der Plasmoditrophoblast ist im Begriff die Drüsen anzugreifen, von welchem Prozess drei Stadien (*a b c*) angedeutet sind. So entstehen schliesslich grosse Lakunen (*c*).



Aus dem anatomischen Institute zu Freiburg i. B.

DIE

ÄUSSEREN KIEMEN DER WIRBELTIERE.

VON

P. CLEMENS.

Hierzu Tafel IX bis XII und 5 Figuren im Text.

Es giebt gewisse, etwas seitab von den grossen Heerstrassen der Forschung gelegene Organe, die nicht selten während einer längeren oder kürzeren Zeitperiode geringere Berücksichtigung finden oder auch ganz vernachlässigt werden. Zu diesen gehört das Gebiet der sogenannten äusseren Kiemen. Seit Leuckart und Leydig haben die äusseren Kiemen der Fische keine umfassende Bearbeitung erfahren, die der Amphibien sind überhaupt noch nicht vergleichend behandelt worden. Nun hat man in letzter Zeit wichtige Entdeckungen auf diesem Gebiete gemacht, und mir selbst steht das Material für einige nicht unwichtige weitere Beiträge zur Verfügung: da ist es wohl an der Zeit, einmal die verschiedenen unter der Kategorie der „äusseren Kiemen" zusammengefassten Organe übersichtlich zu betrachten, das Gleichartige zu vereinigen und einzureihen in schon vorhandene Kategorien oder neue dafür zu schaffen, nach einem allgemeinen Bauplane zusammengehöriger Bildungen, nach biologischen Erklärungen für die Abweichungen vom Typus zu suchen und die Mannigfaltigkeit der Formen womöglich auf eine ursprüngliche einfachste Ausgangsform zurückzuführen.

Beim ersten Überblick über das Gebiet begegnen wir drei charakteristisch verschiedenen Arten von äusseren Kiemen, die in den folgenden Kapiteln einzeln dargestellt werden sollen: den fadenförmigen Kiemen der Fischembryonen, den Kiemendeckelkiemen der Ganoiden und den äusseren Kiemen der Amphibien, welchen sich die der Dipnoer anschliessen.

I. Die fadenförmigen Kiemen der Fischembryonen.

Der erste, der den äusseren Kiemen der Haiembryonen von wissenschaftlichem Standpunkte aus seine Beachtung geschenkt hat, war vielleicht Aristoteles, der zweifellos Embryonen von Mustelus laevis im Mutterleibe vorgefunden hat (cf. 129), aber er erwähnt nichts von Kiemenfäden. Zuerst abgebildet hat sie Monro (cf. 111, pag. 5) vor über hundert Jahren, dann Bloch (14), und später haben sich ausser dem gelehrten Abbé Chierghin (111, pag. 6), Rudolphi (161, pag. 362), Macartney, Thompson (190) insonderheit Rathke und Leuckart, Joh. Müller, Leydig, Robin (159) und de Sanktis (169) mit diesen Gebilden beschäftigt. Erst in jüngster Zeit sind gleiche Bildungen auch in einer anderen Fischklasse nachgewiesen worden (Götte, 64).

A. Selachier.

Mir liegen verschiedene Entwickelungsstadien von Acanthias vor und wir wollen an ihnen die Entwickelung der äusseren Kiemen verfolgen. Bei 2 cm langen Embryonen sind überall fünf hintere Halbkiemen gut ausgebildet, die vorderen sind noch kaum angedeutet. Diese hinteren Halbkiemen bestehen aus je 6—8 querliegenden Kiemenblättchen; von den mittleren der beiden vordersten Kiemenbogen verlängern sich zwei oder drei, jedoch nicht immer nebeneinander liegende, zu circa 1 mm langen fadenförmigen Prominenzen mit einem undurchsichtigen Achsenstrahl und einer durchsichtigeren Hülle. Das Primäre bei der Bildung dieser Fäden ist stets eine seitliche Ausbuchtung der Anlage der Kiemenarterie, die erst ihrerseits die Ausbuchtung des Epithels bewirkt (cf. 44, pag. 35). Bei Embryonen von 3,2 cm Länge hat sich die Zahl der Kiemenanlagen beträchtlich vermehrt, von den mittleren 5—6 jeder hinteren Halbkieme gehen Kiemenfäden aus. Diese nehmen von vorn nach hinten an Länge ab, sind 3—8 mm lang, von ungefähr ovalem Quer-

schnitt und am Ende etwas kolbig verdickt. Auch aus dem Spritzloche ragen einige wenige kurze Fäden heraus. Bei etwas älteren Embryonen steigt nach Leydig (113, pag. 100) die Zahl der aus jeder Kiemenspalte hervorragenden Fäden auf 15—20, ihre Länge bis auf 10‴. Bei Embryonen von 3 Zoll Länge sind die Fäden der Spritzlöcher verschwunden, die der Kiemenspalten etwas verkürzt und bei Embryonen von 4 Zoll sind sie beträchtlich verkürzt oder ganz verschwunden.

Mikroskopisch zeigen uns die Fäden eine einfache, unverzweigte (Rudolphi, 161, pag. 363, behauptet, Verzweigungen gesehen zu haben), am Ende umbiegende Gefässschlinge, zwischen deren Schenkeln ein Achsenstrahl aus gallertigem Bindegewebe mit zahlreichen verzweigten Zellen sich befindet, und die von einem einschichtigen, platten Epithel bekleidet ist. Das Epithel ist, wie Leydig uns nach Untersuchung frischen Materials bezeugt, stets völlig flimmerlos (114, pag. 381).

Prüfen wir nun die Embryonen der einzelnen Selachiergruppen auf ihre äusseren Kiemen hin!

1. Squalides. (Figur 1.)

Über die Kiemenfäden eines 3 Zoll 5 Linien langen Embryos von Scyllium canicula berichtet uns Rathke (154, pag. 28), dass von den Kiemenblättchen der hinteren Fläche der Kiemenplatten Fädchen ausgingen, die lose, nicht mit der Kiemenplatte verwachsen, gerade noch die äussere Wand der Brusthöhle erreichten. Er vermutet — was auch durch die Grösse des Tieres wahrscheinlich gemacht wird — dass sie schon stark zurückgebildet waren. Auch aus den Schläfenhöhlen hingen keine Kiemenblättchen mehr heraus, und die innere Fläche derselben war allenthalben ganz glatt. Bei Scyllium catulus konstatierten Thompson (111, pag. 10) und Müller (129, pag. 250) äussere Kiemen.

Einen kiementragenden Carcharias stellt wahrscheinlich

Blochs Abbildung (14, Fig. 31) dar. Von einem 8 Zoll 10''' langen Embryo teilt uns Leuckart (111, pag. 20 f.) folgendes mit: „Die Kiemenöffnungen sind beträchtlich gross und weit, von vorn nach hinten kleiner werdend, so dass die hinterste Spalte, aus welcher die wenigsten Kiemenfäden hervorragen, die kleinste ist. Die Kiemenfäden sind sehr zart und dünn, an ihrer Spitze wenig verdickt. Es ragen im allgemeinen aus jeder Spaltöffnung einige Dutzend Kiemenfäden — bis zu 7''' lang — beträchtlich hervor, welche sich namentlich von den Spitzen der Lamellen des vorderen Kiemenblattes einer jeden Kiemenhöhle verlängern. Allein auch von den Spitzen der Lamellen des hinteren Kiemenblattes einer jeden Kiemenhöhle entspringen solche ganz ähnliche fadenartige Kiemen, welche jedoch kürzer (nur einige Linien lang) und fast noch feiner sind als die des vorderen Blattes, daher auch weniger nach aussen hervorragen als jene. In der Regel verlängern sich wohl die Spitzen aller Lamellen einer Kieme, jedoch bemerkte ich am vorliegenden Exemplare, dass an den Spitzen einiger Kiemenlamellen keine solche fadenartigen Verlängerungen vorhanden waren, ob ursprünglich oder ob hier früher verschwunden als die übrigen, wage ich nicht zu entscheiden, jedoch möchte ich das letztere glauben. Sehr kurz erscheinen die Fäden insbesondere von den Blättchen, die mehr von der Kiemenspalte entfernt an dem oberen wie unteren Rande des Kiemenbogens liegen und völlig von den äusseren Umgebungen verdeckt sind."

Bei einem 3 Zoll 8 Linien langen Embryo von Zygaena Tiburo sah Leuckart (111, pag. 23) von den Lamellen des vorderen und hinteren Kiemenblattes Kiemenfäden bis zu 5 Linien Länge entspringen — im ganzen hingen aus jeder Spalte wenigstens 20 heraus. Im Übrigen glichen sie denen von Carcharias.

Von Galeus stehen mir Embryonen von 10 bis 12 cm Länge zur Verfügung. Bei einem Exemplar sah ich aus dem Spritz-

loch 6—8 feine Fäden gerade noch hervorragen, bei einem anderen etwas längeren Exemplare kann ich keine deutlichen Fäden mehr entdecken. Die Fäden der Kiemenspalten nehmen von vorn nach hinten an Grösse ab, sind $1^{1}/_{2}$—3 mm lang, gehören alle der vorderen Wand an, sind offenbar schon reduziert. Aus jeder Kiemenspalte ragen 8—12 heraus, doch finde ich fast an jedem der circa 30 Kiemenplättchen ein Residuum eines Fadens — einige dürften schon erheblich reduziert, andere mechanisch verloren gegangen sein.

Von einem 1 Zoll $10^{1}/_{2}'''$ langen Embryo von Mustelus laevis berichtet uns Rathke (154, pag. 17), dass von den mittleren Lamellen sowohl der vorderen wie der hinteren Halbkiemen schmale, dünne, weit über die Brust hervorragende Fäden entspringen — 12 bis 18 aus jeder Höhle. An den diese Kiemenfäden tragenden, benachbarten Lamellen sah er noch kurze, runde, ganz weisse Fäden, die jedoch nicht mehr aus den Spalten hervorragten. Auch aus dem Spritzloche sah er wenige, kürzere, von der vorderen Wand ausgehende einfache Kiemenfäden herausragen.

Bei Selache konstatierte Thompson, bei Alopias Joh. Müller äussere Kiemen (129, pag. 250).

Bei Scymnus lichia konstatierte Joh. Müller bei $2^{1}/_{2}''$ langen Embryonen ausser zahlreichen Fäden der Kiemenspalten auch noch Spritzlochfäden, die bei älteren Embryonen von 3″ Länge fehlten (129, pag. 252).

Bei Spinax sah Joh. Müller neben den äusseren Kiemen der Kiemenspalten auch solche des Spritzlochs (129, pag. 252), — der Embryo war 2″ 10‴ lang.

2. Rajides. (Figur 2.)

Bei einem Embryo von Rhinobatis sah Rathke (154, pag. 55) Kiemenfäden. „Aus jeder der drei vorderen Kiemenspalten hingen drei, jedoch nicht gleich lange und bandartig

platte Kiemenfäden hervor, aus jeder der beiden hinteren Spalten aber nur zwei solcher Fäden. Die der beiden hinteren Spalten waren am längsten, beinahe halb so lang als der Rumpf, die der drei vorderen Spalten im allgemeinen etwas kürzer. Übrigens scheinen die Kiemenfäden nur der vorderen Wand einer jeden Kiemenhöhle anzugehören.“ Das Spritzloch zeigte zwar keine Kiemenfäden, jedoch vermutet Rathke, dass sie früher vorhanden gewesen seien.

Beim Sägefisch (Pristis antiquorum) sahen Lichtenstein (111, pag. 6) und Rathke (154, pag. 59) äussere Kiemen.

Von einem Embryo, den er für den einer Raja zu halten geneigt ist, beschreibt Leuckart (111, pag. 27) ganz kurze, zarte, bis höchstens 3‴ lange Kiemenfäden, deren aus jeder Spalte etwa sechs hervorragten.

Über die anscheinend etwas abweichenden Kiemenfäden eines 3″ 1‴ langen Embryo von Raja clavata berichtet Rathke (154, pag. 57) folgendes: „Kiemenfäden hingen zwar nicht aus den äusseren Öffnungen der einzelnen Höhlen heraus, jedoch bemerkte ich, nachdem ich jene Öffnungen nach innen und aussen weiter aufgeschnitten hatte, dass in jeder Kiemenhöhle diejenigen Kiemenblättchen, welche sich in der inneren, der Mittellinie des Körpers zugekehrten Hälfte dieser Höhle befanden und zwar sowohl an der vorderen als an der hinteren Wand der Höhle, etwas länger als die übrigen Blättchen waren und zwar das innerste an der vorderen und das äusserste an der hinteren Wand am längsten. Wahrscheinlich hatten diese inneren Kiemenblättchen — nicht aber, wie bei den Haien bloss die Blättchen der vorderen Wand der Höhle — in früherer Zeit aus der äusseren Kiemenöffnung herausgehangen, waren allmählich aber immer mehr resorbiert worden.“

Bei einem 6 Zoll langen Embryo der gleichen Art sah Leuckart (111, pag. 29) keine Spur solcher fadenartigen Kiemen mehr.

Bei einem 7/10 Zoll langen Embryo von Torpedo mar-

morata konstatierte Davy (111, pag. 12) bereits kurze äussere Kiemenfäden, die der älteren Embryonen zeigen die grösste, bisher von Kiemenfäden bekannte Länge. Mir liegen zwei Exemplare von $4^1/_2$ cm Länge vor, bei denen aus jeder Kiemenspalte 6—8 Kiemenfäden von einer Länge bis zu 4 cm hervorragen. Die Kiemenfäden entspringen, wie schon Leuckart beobachtete (111, pag. 26) nur von der vorderen Wand der Kiemenspalten. Aus dem Spritzloch ragten keine Kiemenfäden.

3. Holocephali. (Figur 3.)

Dass auch Chimaera äussere Kiemen besitzt, ist schon längere Zeit bekannt (207 b, pag. 610), ich finde bei Cope (41) eine Abbildung, die ich auf Taf. IX wiedergebe.

Auch Callorhynchus hat nach Wiedersheim (207 b. pag. 610) äussere Kiemen.

Allgemeines.

Was die Herkunft dieser sogen. äusseren Kiemen anbelangt, so ist ja von vorn herein zweifellos, dass sie dieselbe ist wie die der inneren Kiemen. Diese letzteren nun werden allgemein für rein entodermale Bildungen gehalten — nicht ganz mit Recht, wie ich sehe. Aus Präparaten, die Herr Professor Keibel mir vorzulegen die Güte hatte, geht zweifellos hervor, dass auch das Ektoderm zum Epithel der periphersten Partieen der Kiemenregion einen Beitrag liefert. Damit ist natürlich die im allgemeinen entodermale Natur der inneren Kiemen und ihrer fadenförmigen Anhänge nicht in Frage gestellt, es findet hier nur eine Teilnahme des Ektoderms an im übrigen entodermalen Bildungen statt, ebenso wie auch das Entoderm z. B. Geschmacksknospen produziert, die doch sonst nur vom Ektoderm gebildet werden. Jedenfalls müssen wir diese Kiemenfäden von den rein ektodermalen Kiemen, die wir später kennen lernen werden, die am dorsalen Ende der Kiemenbogen sitzen und eine ganz andere Struktur zeigen, scharf trennen.

In Bezug auf den Sitz der Kiemenfäden ergeben die mitgeteilten Thatsachen. dass Dohrns Ansicht (44, pag. 36), es könnten nur die hinteren Reihen Kiemenfäden bilden, falsch ist und Balfour Recht hat, dass beide Reihen solche Fäden bilden können. Beim Spritzloch jedoch scheint allein die vordere Wand Kiemenfäden zu bilden. Freilich sehen wir sie vielfach nur von den hinteren Reihen gebildet und zwar ist diese Bevorzugung der hinteren Reihen leicht erklärlich: sie werden früher angelegt und sie liegen weiter nach aussen als die vorderen. Bei meinem Galeus z. B. liegt die hintere Kiemenblattreihe der Öffnung der Kiemenspalte mindestens 3 mm näher als die vordere.

Die Länge der Kiemenfäden nahm bei denen der Kiemenspalten stets von vorn nach hinten ab — nur Rhinobates zeigt nach Rathke das umgekehrte Verhalten. Es erklärt sich das leicht aus der früheren Anlage und beträchtlicheren Entwicklung der vorderen Kiemenspalten und ihrer Kiemen.

Eine Unterscheidung der Kiemen der verschiedenen Arten nach ihrer Form, wie sie Leuckart (111) mehrfach versucht, scheint mir schon deswegen nicht möglich, weil wir bis heute keine genügende Anzahl von Embryonen mit zweifellos auf gleicher Entwickelungsstufe stehenden Kiemen zur Verfügung haben.

Nach dem Befunde Leuckarts bei Carcharias, Rathkes bei Rhinobates und nach meinem bei Galeus ist es sehr wahrscheinlich, dass zu einer gewissen Entwickelungsperiode sämtliche angelegten Kiemenblättchen — wenigstens einer Reihe, wenn nur eine beteiligt ist — Kiemenfäden tragen, aber dann sind schon die obersten und untersten Kiemenfäden die kürzesten. Die dann sich noch anlegenden neuen Kiemenblättchen mögen keine Kiemenfäden mehr tragen, während gleichzeitig die alten sich durch Resorption verkleinern.

Wir haben die äusseren Kiemen bei im Ei befindlichen und bei im Mutterleibe lebenden Embryonen, bei denen der „Vivipara cotylophora“ und denen der „Vivipara acotyledona“

(Joh. Müller) gefunden. Bis heute ist, soweit ich sehe, kein Selachier bekannt, der zweifellos keine äusseren Kiemen besitzt. Nicht so konstant scheinen die äusseren Kiemen des Spritzlochs zu sein. Bisher sind sie z. B. bei keinem Rochen nachgewiesen.

Was haben nun diese Gebilde für eine Funktion? Leuckart (111, pag. 15) erklärte sie für die „Athmungsorgane des embryonischen Lebens“ und in der That wird man ihnen eine gewisse respiratorische Funktion nicht absprechen können, wenn man sie auch recht gering anschlagen wird, seit sich die alten Behauptungen von dem Hineinströmen von Wasser in die Eier oder gar in die Eileiter als Mythen erwiesen haben. Ihre Hauptfunktion jedoch besteht, wie schon Davy, Joh. Müller (130, pag. 68) und Stannius (185, pag. 207) vermutet haben und wie Dohrn (44) unzweifelhaft nachgewiesen hat, in der Absorption von Nahrungsstoffen. Dohrn fand (44, pag. 38) regelmässig in den Wurzeln und Stämmen der hinteren Kiemenvenen, sowie in den Venen der Kiemenfäden — nie in den Arterien! — eine Dotteremulsion, in welcher die Blutkörperchen nicht nur suspendiert waren, sondern von der jedes sich angefüllt zeigte. „Da diese Masse niemals in den Venen der vorderen Kiemenblätter sich vorfand, immer aber in denen der hinteren“ — offenbar trugen hier nur diese Kiemenfäden — „so war damit jede andere Provenienz als aus den verlängerten Kiemenfäden ausgeschlossen.“

Darnach muss man wohl diese Kiemenfäden als allein für embryonale Funktionen eingerichtete Organe ansehen und ihnen wohl jegliche Verwertbarkeit für unsere phylogenetischen Auffassungen absprechen (cf. 61, pag. 808.)

B. Ganoiden. (Figur 4.)

Bei den Embryonen von Acipener ruthenus zeichnet Salensky (168, Taf. X, f. 89 und 91) die Kiemen als unter dem Kiemendeckel hervorragende, ziemlich lange, kolbenförmige Pro-

minenzen. Ob es wirklich embryonal verlängerte Kiemen sind, die später sich wieder verkürzen, kann ich, da der russische Text mir nicht verständlich ist, nicht entscheiden. Parker zeichnet (140, T. XII, Fig. 4—9) ausserdem noch gleichartige, aus dem Spritzloch hervorragende, erklärt aber im Text (pag. 142) ausdrücklich: „they do not form elongated threadlike external gills like those of the Elasmobranchii."

C. Teleostier.

Über einen Befund von fadenförmigen Kiemen in dieser Fischklasse berichtet Götte (64): „An ganz jungen Cobitis von 8—10 mm Länge fand ich lange, fadenförmige Anhänge mit einer etwas spiralig gedrehten Gefässschlinge. Sehr bald treten an der Basis jener Fäden kurze Seitenzweige auf, dieselben wachsen und vermehren sich, dabei schrumpft das noch weit vorragende Fadenende etwas, sodass zuletzt das definitive Kiemenblättchen vorliegt." Man wird diese fadenförmigen, äusseren Kiemen für morphologische und physiologische Analoga des äusseren Kiemen der Selachier halten müssen — irgend etwa einer solchen Annahme Widersprechendes ist bis heute nicht bekannt geworden.

II. Die Kiemendeckelkiemen der Ganoiden.

Die Kiemen, von denen hier die Rede sein soll, sind nach aussen vorragende, am hinteren Ende des Kiemendeckels seinem Rande aufsitzende Kiemen — es existieren ausserdem noch z. B. bei Lepidosteus und Acipenser der Innenseite des Kiemendeckels aufsitzende aberrierte innere Kiemen, die nie als äussere Kiemen bezeichnet worden sind — von deren Besprechung ich daher absehe. Die äusseren Kiemendeckelkiemen von Polypterus sind von Steindachner 1869 beschrieben worden. (Fig. 5 und 6).

Steindachner verzeichnet unter den charakteristischen

Eigentümlichkeiten von Polypterus Lapradei (186, pag. 103) „eine lange, äussere, bandförmige mit Franzen besetzte Kieme am hinteren Ende des Kiemendeckels bei Individuen bis zu 18 $^2/_3$ Zoll Länge“ und beschreibt sie dann des näheren folgendermassen: (l. c. pag. 104) „Bei den drei 7—8 $^2/_3$″ langen Individuen meiner Sammlung beginnt am hinteren abgerundeten Ende des Kiemendeckels eine lange äussere Kieme, welche nur an der Wurzel nach unten mit der Membrana branchiostega verwachsen ist und ihrer Gestalt nach einem langen komprimierten, fleischigen Bande gleicht, welches sich nach hinten zu stark zuspitzt und mit langen Fransen besetzt ist. Die Fransen liegen bei den 8—8 $^2/_3$″ langen Individuen dicht an einander gedrängt nur am oberen und unteren Rande des Bandes, bei dem dritten, kleineren aber an der ganzen Innenfläche des Bandes mit Ausnahme eines kleinen mittleren Längsstreifens, der sich nach hinten linienförmig verschmälert und frei bleibt, und sind bei frischen Exemplaren nur schwach komprimiert. Die Fransen nehmen überdies gegen die Basis des Bandes sehr rasch, gegen die hintere Spitze aber nur allmählich an Länge ab und reichen der geneigten Lage des hinteren Kiemendeckelrandes und der Kiemenwurzel entsprechend am unteren Rande des Kiemenbandes beträchtlich weiter nach vorne als am oberen, nähern sich jedoch am unteren Rande bedeutender der Kiemenwurzel als am oberen. Die Länge der äusseren Kieme ist bei den drei Exemplaren, welche mir zur Beschreibung vorliegen, etwas verschieden, übertrifft aber stets die Hälfte der Kopflänge. Bei dem vierten, 20 Zoll langen Individuum derselben Art ist die äussere Kieme spurlos verschwunden.“

Von Polypterus senegalus meldet Steindachner: „Bei dieser Art finde ich eine äussere Kieme nur bei ganz jungen Individuen von 3 $^1/_2$—4″ Länge; bei etwa grösseren von 4 $^1/_2$ – 5″ Länge ist sie bis auf ein ganz kleines Tuberkelchen verschwunden. Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sich auch bei

jungen Individuen der übrigen Polypterusarten eine äussere Kieme vorfände."

In seiner Abhandlung über die Blutgefässe dieser Kieme giebt Hyrtl noch einige Ergänzungen zu Steindachners Beschreibung der Kieme (92, p. 109): „Ihre Gestalt ist dreieckig. An der Basis 3'' breit, verlängert sie sich zu einem 1¼ Zoll langen, platten, spitzig zulaufenden, der Brustflosse eines Protopterus ähnlichen, weichen, aber dicken, horizontal nach hinten gerichteten Bande, welches an seinem oberen und unteren Rande eine einfache Reihe Fransen trägt. Die Fransen des unteren Randes beginnen schon an der Basis der Kieme und übertreffen an Länge die Fransen des oberen Randes, welche erst in einiger Entfernung von der Basis beginnen. Die Fransen sind sehr zahlreich, dicht aneinander gestellt, etwas kürzer als die grösste Breite des Kiemenbandes und schwarz pigmentiert. Der diese Fransen tragende Körper oder Stiel der Kieme ist weich, ohne knorpeligen Achsenstrahl oder sonstigen härteren Einschluss und durch ein in der Mitte seiner Masse verlaufendes Längsmuskelbündel, welches vom hinteren Rande des Kiemendeckels entspringt, beweglich." Über die Gefässe teilt uns Hyrtl mit: „Das fragliche Anhängsel des Kiemendeckels erhält, vom Herzen zugeführt, venöses Blut und giebt arterielles Blut in die Wurzel der Aorta zurück" und giebt dann eine genaue Beschreibung des Verlaufes dieses Gefässes. (92, pag. 110-112.)

Die Kiemendeckelkiemen von Polypterus waren bisher die einzigen bekannten dieser Art — ich bin in der Lage, mitzuteilen, dass auch Calamoichthys in der Jugend eine Kiemendeckelkieme besitzt (Fig. 7 und 8). Genau an der gleichen Stelle, am hinteren Rande des Kiemendeckels setzt sich, bei einem ca. 15 cm langen Exemplare, jederseits eine Kieme von von 4 mm Länge an. Der dicke, fleischige Körper ist einfach verzweigt, in der Weise, dass vom 1,5 mm breiten, sich allmählich zuspitzenden Hauptstamm unter nach vorn spitzem Winkel

jederseits 6—7 schmale, ebenfalls ziemlich dicke, $^{1}/_{2}$—2 mm lange, rasch sich zuspitzende Äste abgehen. Der Stamm ist in der Mitte am dicksten, zeigt eine dachartige Wölbung, von der aus unter spitzem Winkel blattrippenähnlich Abzweigungen nach den Ästen hinziehen, sodass die Oberfläche des Kiemenkörpers ein etwas fächerfaltiges Aussehen erhält. Die Äste sind an der Spitze am kürzesten und werden gegen die Basis zu unregelmässig länger, jedoch sind die letzten wieder etwas kürzer. Die ganze Innenseite und der Rand des Stammes und der Äste ist mit kurzen, dünnen, weissen, höchstens 1 mm langen Härchen dicht bedeckt, über deren sonstige Form (platt, rund?) sich bei Lupenvergrösserung nichts eruieren lässt. Dieselben sind alle nach hinten gerichtet, so dass man an den vorderen Kanten der Äste nur wenig davon sieht. Der Kiemenkörper nebst seinen Verzweigungen zeigt vielfach fleckig braune Pigmentierung, die Fransen jedoch nirgends.

Mikroskopisch zeigt der Kiemenkörper ein 2—3 schichtiges Epithel, dessen obere Schicht aus etwas länglich-kubischen Zellen im Gegensatz zu den mehr platten der unteren besteht. Die Kiemenfäden besitzen ein plattes einschichtiges Epithel — Spuren von Cilien finde ich nicht daran. Ihre gänzlich unverzweigte Gefässschlinge umfasst einen sehr dünnen, bindegewebigen Achsenstrahl. Im Kiemenkörper finden wir innen in der Mitte eine grössere Arterie, daneben eine Anzahl kleinerer und eine grosse Zahl mehr aussen gelegener Venen — zwischen den Gefässen spärliches Bindegewebe. Zu jeder Seite der Hauptarterie liegt in der vorderen Hälfte der Kieme je ein dünnes Muskelbündel, das sich nicht teilt, sich nicht in die Verzweigungen des Kiemenkörpers fortsetzt, — dicht an dem einen konstant ein Nerv. Diese Struktur gleicht im allgemeinen völlig der einer äusseren Amphibienkieme.

Über die Herkunft dieser Kiemen äussert sich Hyrtl folgendermassen (92, pag. 113): „Man braucht sich die äussere Kiemendeckelkieme des Polypterus nur einmal gefranst und

bogenförmig an die innere Fläche des Kiemendeckels angewachsen zu denken, so ist die Verwandtschaft der äusseren Kieme mit der inneren Kiemendeckelkieme nicht zu verkennen, woraus sich dann auch ergiebt, dass die zu- und abführenden Blutgefässe beider vollkommen übereinstimmen." Schon Boas (16, pag. 338) fand, dass Hyrtl sich mit dieser Erklärung die Sache doch zu leicht mache, und auch ich kann derselben aus verschiedenen Gründen nicht beipflichten. Hyrtl behauptet selbst nur „die Art" der Blutversorgung „erinnert entfernt an den Gefässverkehr der inneren Kiemendeckelkieme der Störe" (92, pag. 110). Aber wäre auch die Gefässversorgung annähernd die gleiche, muss sie es nicht sein für jedes Respirationsorgan am Kiemendeckel, gleichviel welcher Herkunft es ist? Und beweist etwa die gleiche Gefässversorgung der äusseren und inneren Kiemen bei Protopterus und bei den Anuren die Herkunft der einen von den andern? Keineswegs! Und dann, wenn phylogenetisch wirklich jene äusseren Kiemendeckelkiemen von inneren abstammten, würden wir dann nicht noch ontogenetisch wenigstens eine Andeutung dieser Wanderung wiederfinden? Davon ist aber bisher nichts, garnichts nachgewiesen. Und schliesslich: man sehe sich einmal die Struktur einer inneren Kiemendeckelkieme an: sie hat ebenso wie die Spritzlochkieme im Prinzip die Struktur der inneren Kieme. (cf. 130, pag. 41 f. u. pag. 64 u. 131, Taf. V, Fig. 6.) Das ist aber bei unseren äusseren Kiemendeckelkiemen durchaus nicht der Fall. Sie gleichen vielmehr ihrem Bauplan nach völlig den zweifellos ektodermalen äusseren Kiemen der Amphibien. Der allgemeine Bau einer Polypteruskieme ist von dem einer Axolotlkieme, Typus I, nicht wesentlich unterschieden, selbst die Bevorzugung der unteren Kante ist beiden gemeinsam, und das längere Bestehen der Kantenfransen beweist meiner Ansicht nach, dass auch bei Polypterus die Besetzung der inneren Fläche sekundär ist. Jedoch während, wie wir sehen werden, die platte Form des

Körpers bei Uredelenkiemen sekundär ist, müssen wir hier wohl, entsprechend der Konfiguration des Kiemendeckels, den Kiemenkörper uns primär platt vorstellen. Die Calamoichthyskieme unterscheidet sich von der Polypteruskieme nur dadurch, dass ihr Körper sich verzweigt hat — eine Erscheinung, die wir bei den Perennibranchiatenkiemen wiederfinden werden. Es scheint mir demnach sehr viel wahrscheinlicher, dass diese Kiemen, wie die Amphibienkiemen, rein ektodermaler Abkunft sind, dass sie ebenso äussere Kiemen des Hyoidbogens sind, wie die Amphibienkiemen den drei folgenden Visceralbogen zugehören und schliesslich noch die dritte Protopteruskieme eine Kieme des vierten Visceralbogens darstellt.

Ebenso wie die ganze Gruppe der Ganoiden, so sind wahrscheinlich diese äusseren Kiemen nur geringe Überbleibsel ehemals weitverbreiteter Erscheinungen. (Man vergleiche den gezackten Kiemendeckel von Acipenser 168, Fig. 90, Taf. 10.) Vielleicht stimmt jene Arteria hyomandibularis, von der Maurer (122, pag. 39) vermutete, dass sie „vielleicht eine Kommissur zwischen ventralem Herzen und dorsaler Aorta vorstelle, welche phylogenetisch älter sei, als die hinteren Kiemenarterienbogen", überein mit der zu den Kiemendeckelkiemen gehenden Arterie. Sie wäre dann wohl ein Beweis dafür, dass früher allgemein in den Verlauf dieser Arterie ein schon in frühester Embryonalperiode funktionierender Kiemenapparat eingeschaltet gewesen sei.

III. Die äusseren Kiemen der Dipnoër und Amphibien.

A) Dipnoi.

Im voraus will ich bemerken, dass die beiden Gruppen dieses Genus eine Nebenkieme des Operkulum besitzen, deren bei beiden Arten verschiedene Ausbildung und Blutversorgung Günther veranlasste (68), sie bei Ceratodus als Pseudobranchie, bei den Dipneumonen als Operkularkieme zu bezeichnen. Jedenfalls ist sie in beiden Fällen eine innere Kieme des Hyoidbogens, hat uns also hier nicht weiter zu beschäftigen.

1. Dipneumona. (Figur 9 und 10.)

Dass bei Protopterus über der vorderen Extremität dicht über dem oberen Ansatze des Operkulum äussere Kiemen, über einander liegend, nach hinten und etwas nach oben gerichtet und dem Körper beinahe anliegend, vorkommen, steht seit langer Zeit fest — alles Übrige scheint zweifelhaft und bestreitbar oder vielmehr, wie ich zu zeigen gedenke, wechselnd zu sein.

Hat Protopterus überhaupt in jedem Alter äussere Kiemen? Oder verliert er sie im höheren Alter? Zweifellos sind sie bei Exemplaren von einem Meter und darüber, die man doch unbedingt als erwachsene bezeichnen muss, gefunden worden (3). Ich selbst habe sie bei keinem der mir zur Verfügung stehenden Exemplare, die teilweise eine Grösse von einem halben Meter erreichten, ganz vermisst. Sie können also, scheint es, in jedem Alter vorkommen. Und doch hat sie Owen (133), der erste Beschreiber, nicht gesehen und ich glaube nicht, dass wir berechtigt sind, ein Übersehen dieser Gebilde anzunehmen. Ebensowenig sah sie Hogg (84, pag. 212). Weiterhin berichtet uns M'Donnel (45), dass er sie unter acht Exemplaren bei einem gänzlich vermisst habe. Und schliesslich versichert uns Ayers (2, pag. 480), sie hätten bei einer ganzen Reihe von Exemplaren vom weissen Nil völlig gefehlt. Auch will ich gleich konstatieren, dass sie bei Lepidosiren paradoxa (9, 13, 72, 90) und bei Lepidosiren dissimilis (Castelnau, 45), die ich unbekümmert um den Streit der Systematiker, ob sie besondere Spezies darstellen, hierhersetzen will (cf. 3), völlig fehlten — was vielleicht nicht ohne Zusammenhang damit ist, dass auch der — bei den Dipnoern ebenfalls ins Schwanken (cf. 90, pag. 637) geratene — Apparat der inneren Kiemen bei Lepidosiren reduzierter ist. Doch scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass auch Lepidosiren in der Jugend stets äussere Kiemen besitzt, eine Vermutung, die bis heute um so unwiderlegbarer ist, als jugendliche Exemplare

dieser Spezies noch nicht gefunden worden sind. — Es scheint also, dass diese Gebilde, bei den Dipneumonen gewisser Gebiete (Brasilien, weisser Nil) regelmässig, bei den übrigen hie und da fehlen, ohne dass man dies als Norm für die älteren Tiere ansehen könnte.

Bei den Exemplaren, bei denen äussere Kiemen gesehen worden sind, wechselt wiederum die festgestellte Zahl. Parker (143, pag. 163), der Monographist des Protopterus, hat stets drei gesehen, ebenso M'Donnel (45), Owen (136), Wiedersheim (204, pag. 119 und 207), Peters (145), während Klein (98) und Jardine (95) nur zwei gesehen haben. Ebenso differieren die Abbildungen, wobei ich des Kuriosums halber erwähne, dass Albrecht (1) links eine, rechts zwei zeichnet, während Claus (36, pag. 649) seinen Protopterus mit vier Kiemen versehen sein lässt. — Um die Frage, wieviel Kiemen vorhanden sind, zu entscheiden, habe ich die sämtlichen Exemplare des hiesigen Instituts genau daraufhin untersucht. Unter 16 einwandsfreien Exemplaren fand ich bei acht jederseits zweifellos nur zwei Kiemen, sodass weder eine auch noch so kleine makroskopische oder mit der Lupe sichtbare Prominenz, noch ein Hautdefekt, der auf eine etwa abgerissene dritte Kieme schliessen liess, zu erkennen war. In weiteren acht Fällen waren ebenso sicher beiderseits drei Kiemen vorhanden, wobei freilich die dritte Kieme, die unterste, oft recht klein war; doch waren dies keineswegs durchgehends die älteren, grösseren Tiere. Das Resultat also: Variation auch der Zahl der Kiemen ohne zweifellose Beziehung zum Alter.

Ebenso wechselt die Länge und Form der Kiemen. Die unterste, variable, fand ich 1—3 mm lang, die oberen einander ungefähr gleich, 3—11 mm. Doch scheinen andere sie grösser gesehen zu haben. Ich habe stets nur unverzweigte, bald fadendünne, bald mehr fleischig keilförmige, bald mehr platte Gebilde gesehen — ein Übergang von der Keilform zur platten Form,

wie wir ihn später bei den Salamandriden wiederfinden werden. Ebenso verschieden werden sie von den verschiedenen Schriftstellern beschrieben. Peters (145) behauptet, sie seien bei den jüngeren Exemplaren dünner, bei den älteren breiter. Parker (142) spricht von Seitenästen und vergleicht sie ein andermal mit den äusseren Kiemen einer jungen Kaulquappe, eine Beobachtung, die er vielleicht weniger aus der Erfahrung, als aus einer gelegentlichen Bemerkung von Wiedersheim (204, pag. 709) geschöpft haben mag. Claus (35, pag. 879) nennt sie gefranste Kiemenbäumchen, worunter ich mir nur Gebilde, ähnlich der Kieme von Siren oder Proteus vorstellen könnte.

Vielfach kann man kaum einen Unterschied zwischen den beiden Seiten konstatieren. Bei etwas besserer Entwickelung jedoch zeigt sich die Aussenseite lederartig fest, auch in der Farbe mehr der äusseren Haut gleichend, die Innenseite heller, sammtartig weich und ihre ganze Fläche nebst den Seitenrändern mit zahlreichen (vielleicht 40—60) ganz kleinen, höckerigen, bis kurzfädigen, oft nur mit der Lupe erkennbaren Prominenzen besetzt (cf. Fig. 10). Falls wir über deren Bedeutung noch zweifelhaft sind, giebt uns die mikroskopische Untersuchung sicheren Aufschluss. In jede dieser Prominenzen geht von einer der beiden, mehr an der Innenseite im Kiemenkörper liegenden Arterien aus ein kleiner Zweig, biegt um und mündet in eine der zahlreicheren mehr der Aussenseite genäherten Venen, während seines freien Verlaufes nur von einem platten Epithel bekleidet — die Prominenzen sind also zweifellos gleichwertig den dem Kiemenkörper der Salamandroiden anhängenden Kiemenfäden. Sie gehören hauptsächlich der unteren Hälfte der Innenfläche an, während wir an der oberen Hälfte mehr gefässlose kürzere Prominenzen aus weniger plattem Epithel, und zwischen den Vorsprüngen die ganze Innenfläche mit einem mehrschichtigen Epithel bekleidet finden. Die Prominenzen sind fast gänzlich pigmentfrei. Die Aussenseite des Kiemenkörpers

besitzt das mehrschichtige Epithel der Haut. Auch das, das Innere des Kiemenkörpers bildende, überall reichlich mit gelbem und schwarzen Pigment versehene Bindegewebe zeigt deutliche Verschiedenheit der oberen und unteren Hälfte: in der unteren Hälfte ist es zellarm und reichlich von Gefässen durchzogen, in der oberen zellreich und gefässarm. — Ausserdem sieht man im Kiemeninnern nach innen von den Arterien zu ein Muskelbündel, das sich an einem anderen Exemplar deutlich in zwei getrennt zeigt. Zwischen diesem und dem dicken Epithellager der Innenseite liegt ein Nerv, wohl für den Muskel bestimmt — hier und da sieht man auch einzelne Nervenfasern zwischen den Muskelfibrillen. Ein anderer Nerv verläuft in der Mitte der Aussenseite und teilt sich nach der Spitze zu in zwei. Ein kleineres Nervenästchen finde ich noch fast konstant im Bindegewebe der oberen Hälfte mehr nach aussen zu. Die Arterie der obersten äusseren Kieme stammt von der Kiemenarterie des zweiten, die der zweiten von der des dritten, die der dritten, kleinsten, variablen von der des vierten Branchialbogens. Ebenso verlaufen nach Parker (143, pag. 176) die Venen. Nach Peters (145, pag. 7 nebst Fig. 3) dagegen verläuft die Vene der dritten Kieme mit der der zweiten zusammen zur Vene des dritten Branchialbogens. Vielleicht bestehen auch hier variable Verhältnisse, je nach der Ausbildung der dritten Kieme. Über die Herkunft der Nerven und Muskeln habe ich nichts eruieren können. Wenigstens würdigt Humphry (87) die Muskeln der äusseren Kiemen keiner Beachtung. Wahrscheinlich haben auch die Muskeln und Nerven Beziehungen zu denen der Visceralbogen. Die Nerven dürften aus dem Glossopharyngeus oder Vagus oder aus beiden stammen.

Die Differenz der oberen und unteren Hälfte der Kieme wird uns verständlich, wenn wir die Salamandridenkieme zum Vergleich heranziehen — dort war ursprünglich zweifellos nur die untere Fäche des keilförmigen Kiemenkörpers mit Kiemen-

fäden besetzt — erst allmählich breiteten sich die Kiemenfäden auf der ganzen hinteren Fläche bis zum oberen Rande aus. Genau denselben Prozess hat — denke ich mir — die Protopteruskieme in ihrer phylogenetischen Entwickelung durchgemacht und macht ihn andeutungsweise auch heute noch ontogenetisch durch, wobei ich es unentschieden lassen muss, ob die oben konstatierte mangelnde Symmetrie einem Jugendstadium oder einem Stadium jenseits des Höhepunktes der ontogenetischen Entwickelung entspricht. Jedenfalls zeichnet Peters (145, Taf. III) die Kiemenfäden — so lang wie auf dieser Zeichnung habe ich sie nirgends gesehen — symmetrisch zu beiden Seiten einer fadenfreien Mittelpartie liegend, welcher ich ebenfalls nie begegnet bin. Noch ist die eigentümliche und von der bei Amphibien vorkommenden abweichende Lage der Kiemen — die oberste und eher etwas weiter als die andern nach hinten gerückte, ist dem vordersten der drei beteiligten Kiemenbogen zugeordnet — zu erklären. Der Grund dafür kann wohl nur der sein: der sich dicht unterhalb der äusseren Kiemen einschiebende Kiemendeckel hat bei seinem Wachstum von vorn nach hinten die angrenzenden Hautpartieen mitgenommen und damit die bisherigen Inhaber jener Körpergegend, die äusseren Kiemen, in der einzig möglichen Richtung nach hinten und oben — und zwar die am meisten vorn gelegenen am meisten nach oben — verdrängt.

Fassen wir alles zusammen, die Variation der Existenz, der Zahl, der Länge, der Form der Kiemen, die geringe und wechselnde Länge der Kiemenfäden, ihre an der oberen und unteren Hälfte charakteristisch verschiedene Entwickelung — so ergiebt sich, dass wir es bei Protopterus mit einem rudimentären Organ par excellence zu thun haben, das in seiner Blütezeit allem Anschein nach von einer Salamandridenkieme sich in keinem wesentlichen Punkte unterschied. Bei den Organen, wie sie jetzt sind, kann von irgend einer beträchtlichen Funktion natürlich nicht die Rede sein.

Es ist merkwürdig, wie lange und wie sehr diese Gebilde missdeutet worden sind. Jardine (95, pag. 22), der, nebenbei konstatiert, die inneren Kiemen von Protopterus mit den äusseren von Siren vergleicht, uns aber in demselben Atemzuge versichert, sie entsprächen in allen wesentlichen Punkten denen der echten Fische, näherten sich jedoch in ihrer Fadenform denen der Perennibranchiaten, dieser Jardine vermutet, dass diese „rudimentary members" von Knorpelstrahlen gestützt seien und sieht darin Extremitäten primitivster Form — der vorzeitig heraufbeschworene Geist der Gegenbaurschen Extremitätenhypothese! Stannius (185a), Günther (69a), die Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie führen sie einfach unter der Kategorie der „accessorischen Respirationsorgane" auf. Wiedersheim hat sie früher einmal als Schultergürtelkiemen in Anspruch genommen. Boas (15, pag. 347) wehrt sich nur energisch dagegen, sie mit der äusseren Kieme von Polypterus in irgend welche Beziehung zu bringen, während doch schon Owen (135, pag. 267) in den fünfziger Jahren erklärte, dass die Existenz von ähnlichen Kiemenfäden bei Haien und Rochen niemanden zu hindern brauche, die dauernden Kiemenfäden von Protopterus als ein Zeichen seiner Verwandtschaft mit den Amphibien aufzufassen. Er war also der erste, der wenigstens die Möglichkeit in Betracht zog, dass es analoge Bildungen seien. In der That scheint es zweifellos, dass diese äusseren Kiemen völlige Analoga der äusseren Kiemen der Amphibien sind: sie sind, wie diese, aller Wahrscheinlichkeit nach rein ektodermale Bildungen, hängen ebenfalls sicherlich ursprünglich mit den Kiemenbogen zusammen, werden ja auch von den Arterien der Kiemenbogen versorgt und sind erst sekundär durch das Tieferrücken des Kiemenkorbes an ihre jetzige Stelle gekommen. Nur in einem Punkte unterscheiden sie sich beträchtlich von ihnen: sie gehören nicht den drei ersten posthyoidealen Kiemenbogen an, sondern, wie die Herkunft ihrer Gefässe beweist, dem zweiten

bis vierten. Dennoch ist es nicht ausgeschlossen, dass die Dipneumonen ursprünglich auch die erste Kieme der Amphibien besessen haben — mit dem Wegfall der inneren Kieme des ersten posthyoidealen Kiemenbogens wäre dann wohl auch sie geschwunden. Und wiederum wäre die schon so sehr rudimentäre dritte Kieme des Protopterus bei den Amphibien ganz weggefallen. So scheint es mir nicht unmöglich, dass wir hier einen, dem der Vorfahren der Amphibien nahe verwandten Kiemenapparat vor uns haben.

2. Ceratodus (Fig. 11).

„Ceratodus hat keine äusseren Kiemen", so versichern uns seit Huxley (89) und Günther (68) die Monographien über Ceratodus, die Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie, und es wurde hierin ein Hauptunterschied gegenüber Protopterus gesehen. Nur Ayers (2, pag. 480) macht bei Besprechung der Protopteruskieme die Angabe: „Nach Günther besitzen auch die jungen Exemplare des Polypterus, Ceratodus und anderer Ganoiden solche äusserliche Kiemen." Doch steht an der von Ayers angeführten Stelle (68, pag. 553) nur: „Accessory external gills have hitherho been found in certain exemples of Protopterus and Polypterus." Jedoch lese ich in der Ichthyologie (68, pag. 358): „We may infer, that the young are provided with external gills as in Protopterus and Polypterus." Ein interessanter Beitrag zur Lehre von der Metamorphose der Citate! Auch Semon (180), bis heute der einzige, der Embryonen dieses Dipnoers wissenschaftlich untersucht hat, versichert uns zu wiederholten Malen (cf. pag. 44, 47, 50), Ceratodus habe in keiner Phase seiner Entwickelung äussere Kiemen. Zwar beschreibt und zeichnet er Kiemen, die offenbar von der oberen Gegend des Kiemenkorbes ausgehen und eine Zeit lang sogar unter dem Operkulum hervorragen (Taf. VII, Fig. 45, meine Fig. 11), dann aber von diesem überdeckt werden — aber er

behauptet, das seien innere Kiemen und die Abwesenheit larvaler, sogenannter äusserer Kiemen ist ihm eine charakteristische Eigentümlichkeit des Ceratodus. Aber die oben citierte Figur war mir verdächtig: jederseits ein dickes, fleischiges, zugespitztes, auf der einen Seite auch noch etwas eingekerbtes Gebilde, das sollten „die hintersten, noch nicht völlig vom Operkulum bedeckten Kiemen" (Erklärung zur Figur) sein? Und zwar „innere"? (44, 47, 50). So sehen weder die fadenförmigen Fortsätze der inneren Kiemen, die wir von den Selachiern her kennen, noch die dickeren, aus den Kiemenspalten herausragenden inneren Kiemen von Acipenser (168, Taf. X, Fig. 89 u. 91) aus. Und dort befinden sich wenigstens eine ganze Anzahl in einer vertikalen Reihe neben einander, hier ist aber nur eine noch übrig und zwar allem Anschein nach die am meisten dorsal gelegene, die einzige der hintersten Kiemenblättchenreihe, die diese beträchtliche Länge und Ausbildung erreicht hat — und zwar in recht kurzer Zeit, da erst innerhalb der zwei Wochen, die zwischen dem vorigen Stadium und diesem liegen (vergl. die Erkl. zu Taf. VII), die Kiemenspalten durchgebrochen sind? Mir scheint diese Deutung Semons — ich muss natürlich die völlige Richtigkeit der Zeichnung voraussetzen — recht unwahrscheinlich, und ich möchte eine andere, meines Erachtens wahrscheinlichere vorschlagen. Semon ist der einzige, der das Material besitzt, die Frage zu entscheiden: er mag in seiner grossen Arbeit über Ceratodus die Entscheidung fällen. Ich vermute: an vorderen Kiemen, die nach der Erklärung zur Figur vorhanden sind, seien zwei Paare vorhanden, ebenso, wie die hinteren fleischig zugespitzt, vielleicht gelappt, alle am oberen Ende der Visceralbogen sich ansetzend, alle mögen sie nachher vom Operkulum überdeckt werden und verschwinden und das Ganze seien — drei Paar, vielleicht schon vor Durchbruch der Kiemenspalten ihre Entwickelung von der Haut aus beginnende, nur embryonal angelegte, nach Überwachsung durch den Kiemen-

deckel wieder verschwindende äussere Kiemen. Diese äusseren Kiemen wären wahrscheinlich Analoga der oben von Protopterus beschriebenen. Aber es wäre doch ein beträchtlicher Unterschied zwischen beiden: die einen werden vom Kiemendeckel überdeckt und verschwinden, die andern werden von demselben emporgehoben und dislociert und vegetieren weiter. Es muss demnach bei den beiden Dipnoern der Kiemendeckel eine verschiedene Lage haben: bei Protopterus erhebt er sich zwischen dem oberen Rande der Visceralbogen, soweit sie die Kiemenspalten begrenzen, und den äusseren Kiemen, so dass er dicht oberhalb der Pektoralflosse endigt und die äusseren Kiemen im Niveau der Gesamtoberfläche des Kopfendes erhalten werden; bei Ceratodus umfasst er wie bei den caducibranchiaten Amphibien auch die äusseren Kiemen, endigt mithin beträchtlich dorsalwärts von der vorderen Extremität und die in die Kiemenhöhle versenkten äusseren Kiemen atrophieren. In der That finden wir diese verschiedene Entfernung des oberen Kiemendeckelansatzes von der Pektoralflosse noch bei erwachsenen Tieren vor.

Wenn Boas (16, pag. 553 nebst Figur) die Salamanderkieme von den inneren Kiemen von Ceratodus ableitet, so kann ich darin nicht mehr sehen als eine rein formale Spielerei. Erstens ist die Salamanderkieme keineswegs der Urtypus der Amphibienkieme, und die einfachste Kiemenform, die der Anuren, hat wiederum nicht die für Boas' Hypothese nötige Zweireihigkeit der Fortsätze; sodann ist die Salamanderkieme, wie später gezeigt werden wird, eine rein ektodermale Bildung, die noch nicht einmal mit der, ebenfalls teilweise ektodermalen Kiemenplatte nachweisbar im Zusammenhang steht, während die Boas allein bekannten inneren Kiemen von Ceratodus, ganz wie die übrigen inneren Fischkiemen, im grossen und ganzen sicherlich eine entodermale Bildung, eine Differenzierung des Darmepithels für respiratorische Funktionen sind — irgend ein phylogenetischer

Zusammenhang zwischen so differenten Gebilden scheint mir undenkbar.

Noch einen Punkt, der, wie mir scheint, bisher nicht genügend beachtet ist, möchte ich hervorheben. Ceratodus besitzt ein wohl ausgebildetes „Diaphragma" (cf. 16, pag. 338 und 185a, pag. 210, 211), d. h. eine an die Konvexität des Kiemenbogens sich ansetzende Membran, an die die Kiemenblättchen sich mit einer Längskante ansetzen. Diese Membran ist einerseits der Scheidewand der Kiementaschen bei den Selachiern, dem verschieden stark ausgebildeten Diaphragma der Ganoiden und Teleostier, andererseits der häutigen, meist kiemenfreien, nur bei den Anuren wiederum Kiemen tragenden Kiemenplatte der Amphibien völlig homolog; es persistiert dieses Gebilde durch beide Tierkreise hindurch.

B. Amphibien.

Dass die Amphibien durch Kiemen und durch Lungen atmen, haben wir schon in der Schule gelernt, und man sollte denken, dass zu allen Zeiten der für dieses Tierreich charakteristischen Atmung, der durch äussere Kiemen, einige Aufmerksamkeit geschenkt worden wäre. Dies ist auch nach dem Wiedererwachen der Naturwissenschaften im vorigen Jahrhundert vielfach der Fall gewesen, Roesel (160), Spallanzani (183) und viele Geringere haben sich eifrig mit diesen Organen beschäftigt, und schliesslich hat Rusconi (162—167) in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts durch seine klassischen Arbeiten über verschiedene Amphibien, ihre Entwickelung, ihre Larven, einen gewissen Abschluss in diese Untersuchungen gebracht. Einige ergänzende Beobachtungen waren der neueren und neuesten Zeit vorbehalten, aber im allgemeinen finden wir in den Schriften aus der Mitte dieses Jahrhunderts vollkommen korrekte Angaben über die äusseren Kiemen. Aber fast scheint es einem, als sollten diese Kenntnisse und Errungenschaften früherer

Zeiten wieder verloren gehen, wenn man sich neuere Lehr- und Handbücher daraufhin ansieht. Nur selten findet man eine Beschreibung, die ein klares Verständnis dieser Bildungen beweist, kaum, dass die äusseren und inneren Kiemen der Anuren scharf auseinander gehalten werden! Ein ganz schlagendes Beispiel kann ich nicht unterlassen anzuführen: in dem Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie von C. Vogt und E. Yung (197, pag. 623) werden die glockenförmigen Kiemen von Notodelphys als innere Kiemen aufgefasst, schliesslich wird ebenda den drei Paaren äusserer Kiemen von Proteus und Menobranchus nachgesagt, es sässen die ersteren auf zwei, die letzteren auf vier Kiemenbogen. Und da man sie keiner genauen Betrachtung und Beschreibung würdigte, hat man diese Gebilde, die doch schon, rein ästhetisch betrachtet, so anziehend sind, auch falsch und schlecht gezeichnet. Zum Beispiel zeichnet Ecker (52) die äusseren Froschkiemen von der Mitte der Kiemenbogen sich erhebend, und Claus (36, pag. 97) hat diese Zeichnung unbedenklich kopiert. Der „Amphibiologe" Knauer (99, pag. 51) zeichnet die Tritonkiemen wie drei — sicherlich schon längere Zeit als Flederwische benutzte — Gänseflügel, die Proteuskiemen wie drei übereinander geschobene, von konvexen Rändern begrenzte Kämme (pag. 114) und kann es nicht unterlassen, diese schöne Abbildung bei seiner „eingehenden Beschreibung" der Atmungsorgane zu wiederholen (pag. 51). Und dabei ist die Beschreibung noch dürftiger als die Abbildungen! Auch in dieser Beziehung hat Rusconi, der freilich seine Zeichnungen selbst stach (165, pag. VI), alle seine Vorgänger und einen nicht geringen Teil seiner Nachfolger weit übertroffen. — Ich will versuchen, mit Berücksichtigung auch der zuverlässigen älteren Quellen und, soweit wie möglich, auf eigene Untersuchungen gestützt, eine genaue Darstellung der äusseren Kiemen der Amphibien zu geben.

In der systematicshen Einteilung der Amphibien schliesse

ich mich ganz der neuerdings von den Vettern Sarasin vorgeschlagenen an (170, pag. 245).

1. Urodela.

a) Caeciloidea.

a) Amphiumidea (Derotremata).

Obgleich J. Müller (126, pag. 200) 1831 noch Zweifel darüber äusserte, ob die Derotremen äussere oder innere Kiemen besässen, so ist doch schon zu Beginn dieses Jahrhunderts von vielen Zoologen, z. B. Cuvier (82, pag. 10), Harlan, Leuckart (109, pag. 260) die Vermutung ausgesprochen worden, dass sie äussere Kiemen besitzen. Gesehen worden sind sie zuerst bei Menopoma und zwar von dem Bonner Professor Mayer in den dreissiger Jahren — seitdem hat, soweit ich sehe, niemand mehr die Menopomakieme in einigermassen ausgebildetem Zustande zu Gesicht bekommen. Ich lasse Mayers Bericht hier wörtlich folgen (121, pag. 95, Nachschrift): „Am äusseren Ende des ersten Kiemenbogens sitzt rechts ein Büschel schwarzer Zotten, deren Zahl 8—10 beträgt und wovon die grössten $^1/_4$—$^1/_2$ Linie messen; an dem zweiten ein ganz kleines zweites und am dritten ein ganz kleines auf. Auf der linken Seite findet dasselbe statt, nur bilden die Zotten eine mehr zusammenhängende Reihe. Die Kiemenblätter sind verhältnismässig breiter. Es sind also bei Menopoma Kiemenbüschel in früheren Zeiten vorhanden, welche durch Resorption allmählich verschwinden. Ebenso werden die Kiemenblätter schmäler.“ Das Tier, das übrigens zwei gleich grosse Kiemenspalten besass, war 4 Zoll 6 Linien lang (circa 11 cm) und wahrscheinlich waren die Kiemen schon stark zurückgebildet. Man kann nicht sagen, dass wir uns nach dieser Beschreibung ein genaues Bild von diesen Organen machen könnten.

In neuerer Zeit hat nur Boas (17, pag. 179) einmal an der linken Seite oberhalb der Kiemenöffnung eine zungenförmige,

7 mm lange Hautverlängerung gesehen, „die ohne Zweifel als ein nur ausnahmsweise persistierendes Kiemenrudiment gedeutet werden muss". Auch hat er nach der Gegend der äusseren Kiemen vom zweiten und dritten Arterienbogen abgehende Gefässe beobachtet.

Noch will ich konstatieren, dass Mayer (121, pag. 71) berichtet, dass die Kiemenbogen eines Menopoma noch kurze Kiemensäume trugen; wir finden also auch hier die wahrscheinlich allen Amphibien — wenn auch in verschiedener Ausbildung — zukommenden Kiemenplatten.

Dass der nahe Verwandte des Menopoma, der japanische Riesenmolch, ebenfalls äussere Kiemen besitze, hat bereits Cuvier bestimmt vermutet, und Hyrtl (91, pag. 17) spricht davon, dass es „certa conjectura sit, ut quam certissima, Cryptobranchum ex ovo exclusum, ope branchiarum externarum respirare", — bis heute aber hat kein Forscher diese Kiemen gesehen, und unser einziger Beleg für ihre Existenz ist — die Zeichnung eines japanischen Bilderbuches (wiedergegeben in 170, pag. 30), die E. v. Martens nach Europa gebracht hat, und die mit groben Umrissen das ungeschlachte erwachsene Tier und daneben zwei plattschwänzige Junge zeichnet, die auf jeder Seite drei ungefähr gleich lange äussere Kiemen zeigen (Fig. 13). Die Kiemen gleichen einfach gefiederten Blättern, deren stets opponierte Seitenzweige nebst dem Endblatt nadelförmig sind. Doch darf man wohl eine gewisse Idealisirung des Gegenstandes durch den Zeichner annehmen und braucht darum noch nicht die – sonst bei Kiemen ohne ausgesprochenen Kiemenkörper nirgends wiederzufindende — strenge Opposition der beiderseitigen Verzweignngen für bewiesen zu halten. Jedenfalls scheint mir durch diese Zeichnung festgestellt, dass die Jungen eine Zeit lang mit Kiemen versehen frei im Wasser leben.

Es ist bedauerlich, dass die äusseren Kiemen, die sonst vielfach Blättern gleichen, ihnen in ihrer paläontologischen

Fixierbarkeit beträchtlich nachstehen. Die Eiweisssubstanzen sind eben weniger konsistent und abdrückbar als die Cellulose der Blattnerven — sonst könnten sicherlich auch von dem Homo diluvii testis, dem Andrias Scheuchzeri, äussere Kiemen der Jugendstadien im Abdruck erhalten sein.

Die Kiemen von Amphiuma sind erst 1890 von Hay entdeckt, beschrieben und abgebildet worden und zwar bisher nur an noch im Ei befindlichen Larven. Hay berichtet an zwei verschiedenen Stellen (70 und 71) fast gleichlautend darüber — ich lasse den einen seiner Berichte (70, pag. 12) hier im Wortlaut folgen (cf. Fig. 12): The larvae possess conspicuous gills; and since they are evidently near the period of hatching, it becomes quite probable that these gills will be retained for some time after the young have betaken themselves to the water, their native element. The gills consist of three pairs and are of the simply pinnate form. The second gill is the longest measuring about 9 mm in length and gives off from the main stem ten delicate twigs. Only once have I observed any of these lateral filaments to divide. The first and third gills are somewhat shorter and have about eight lateral branches each. In all the main stems and the lateral twigs may be seen arteries and veins filled with the coagulated blood. Three gill-slits are still open, the first and second of which become closed in the adult." In neuester Zeit hat Kingsley (97, pag. 671), leider ohne eine Abbildung zu geben, gegen Hays Darstellung einige Einwendungen erhoben. „The figures, which illustrate this, are strikingly like those of the Sarasins of the branchiae of the Ichthyophislarvae. In the larvae, which I studied the resemblance is not so striking. The three gills of either side are united at the base into a common trunk, the gill filaments are not bipinnately but irregulary arranged, and in none of my specimens have I found more than one gill cleft open."

Fassen wir die mitgeteilten, so vielfach unklaren und lückenhaften Berichte zusammen, so ergiebt sich, dass alle Derotremen in gewissen Stadien ihrer Entwickelung im Ei, die sie nach Hay (40, pag. 31) wie Ichthyophis unter Brutpflege der Mutter durchmachen, und vielleicht auch für eine darauffolgende, dann aber sicherlich recht kurze Zeit des Larvenlebens im Wasser drei Paar, den drei ersten Kiemenbogen zugeordnete, äussere Kiemen mit einem wenig ausgeprägten, weder Muskeln noch Nerven enthaltenden Mittelstrahl und — nur bei Amphiuma hie und da noch verzweigten, sonst stets unverzweigten Seitenstrahlen, nebst einem gleichartigen Endstrahl besitzen. Betreffs der Grössenverhältnisse der drei Kiemen scheint keine Konstanz zu bestehen.

β) Caeciliida.

Schon 1829 vermutete Cuvier, (43, pag. 99) aus dem Vorhandensein von drei Bogenpaaren des Zungenbeines bei Caecilia, dass sie in der Jugend Kiemen besässe, und Johannes Müller (127 und 128, pag. 391) glaubte wenige Jahre später zugleich mit den Kiemenlöchern innere Kiemen bei ihnen entdeckt zu haben, die jedoch von andern, z. B. Peters (146), für äussere gehalten wurden; auch Stannius (186 b, pag. 199) spricht — wohl in gleichem Sinne — von „Überresten von Kiemenbüscheln". Doch sind die wirklichen äusseren Kiemen einer solchen Cäcilie (Ichthyophis glutinosus Fitzinger = Epicrium glutinosum) erst vor wenigen Jahren von den Vettern Sarasin (170) gefunden und in ihrer gesamten Entwickelung in Wort und Bild meisterhaft dargestellt worden. Auch mir stand eine mit Kiemen versehene Larve von Ichthyophis zur Verfügung, doch habe ich, ausser dem Resultate der mikroskopischen Untersuchung, den Sarasinschen Angaben wenig hinzuzufügen oder an ihnen zu ändern, schliesse mich vielmehr im folgenden denselben fast vollkommen an.

Lange vor Durchbruch der Kiemenspalten erheben sich in der Gegend des dorsalen Endes der Visceralbogen drei Knötchen.

Unter stetem Zurückbleiben des hintersten wachsen sie allmählich zu beträchtlichen Fortsätzen heran, treiben Seitenzweige und imponieren in späteren Entwickelungsstadien als drei mächtige, schliesslich die halbe Länge des Tieres erreichende, federförmige äussere Kiemen.

Die Entstehung der Kiemen vor Durchbruch der Kiemenspalten und das Entferntsein der beiden ersten von der Stelle, die später die Kiemenspalten innehaben, ist ein einwandfreies Zeugnis für die rein ektodermale Natur der Cäciliidenkieme, und, da deren Verwandschaft mit den Kiemen der übrigen Angehörigen der Sarasinschen Urodelengruppe (170, pag. 245), den Amphiumiden, Ichthyoden und Salamandriden, ausser Zweifel steht, der Urodelenkieme überhaupt.

Die entwickelte Kieme (Fig. 14) besitzt einen an der Basis vielleicht $1^1/_2$ mm breiten, etwas abgeplatteten, 1—2 cm langen, allmählich sich zuspitzenden Schaft. An diesen setzen sich beiderseits, bald gegenübergestellt, bald alternierend, 20—30 feine, 4—5 mm lange, etwas abgeplattete Seitenzweige und ein gleichartiger Endzweig an. Diese verschmälern sich ebenfalls allmählich, laufen jedoch nicht, wie sie Sarasin zeichnet (Heft I, Fig. 38 u. 48), in eine Spitze aus, sondern sind am Ende abgerundet. Wirklich spitz endet überhaupt kein Kiemenblatt, wie das schon aus dem regelmässigen Umbiegen der Gefässe am Ende desselben zu vermuten ist.

Die mikrospische Untersuchung der Kieme ergiebt, dass der Schaft ein 2—3schichtiges, abgeplattetes bis kubisches Epithel besitzt, und dass in seinem Innern ausser zellreichem Bindegewebe 2 grosse und mehrere kleine Gefässe zu finden sind. Muskeln und Nerven sind nicht darin enthalten. Am Epithel scheinen hie und da Reste eines Flimmerbesatzes vorhanden zu sein. Die Seitenzweige zeigen ein meist nur gegen die Spitze hin zweischichtiges plattkubisches Epithel, das zwei konstante

grössere kapillare Randgefässe und ein Paar dazwischen befindliche Kapillaren nebst geringem Bindegewebe umschliesst.

Welches ist nun die Funktion dieser hoch differenzierten und für die kleine Larve doch recht bedeutenden Gebilde? Schon während sich die Larve unter der Obhut der Mutter noch im Ei befindet, hat eine geringe Reduktion der Kiemen stattgefunden, und trotzdem schon eine ganze Anzahl im Wasser lebender Cäcilienlarven gefunden worden ist, hat noch nie jemand diese äusseren Kiemen an ihnen gesehen. Es gehen dieselben also bei der Wanderung der Larve ins Wasser, oder wenigstens gleich darauf, verloren — ob durch Abfallen oder Resorption, ist unentschieden. Die gewöhnliche Funktion der äusseren Kiemen, die der Wasseratmung, kann also hier nicht statt haben. Die Funktion der Kiemen muss in die Zeit ihrer höchsten Entwickelung fallen, in die Zeit, wo die Larve sich unter der Brutpflege der Mutter befindet, und muss in erster Linie in dem Gasaustausch mit der Aussenwelt oder mit den Sekreten der Mutter — entweder direkt oder indirekt durch Vermittelung der Eiflüssigkeit — gesucht werden. Es sind die äusseren Kiemen, die sonst Larvenatmungsorgane sind, hier embryonale Respirationsorgane geworden. Aber damit ist ihre Funktion noch nicht erschöpft. Während der Entwickelung im Ei steigt das Gewicht des Embryos fast auf das Vierfache. Es findet also eine Aufnahme von Stoffen, in erster Linie wohl von Wasser, durch die Hülle des Eies hindurch statt, und man thut wohl den der Umhüllung eng anliegenden Kiemen nicht Unrecht, wenn man ihnen hauptsächlich diese Funktion zuschreibt — sie sind also auch embryonale Wasserresorptionsorgane. Doch scheint es höchst unwahrscheinlich, dass diese gewaltige Gewichtsvermehrung allein auf die Aufnahme von Wasser zurückzuführen sei — wahrscheinlich sind auch Nährstoffe und Salze aus den Sekreten der Mutter resorbiert: wir hätten also in den äusseren Kiemen auch embryonale Nutritions-

organe zu sehen — sie hätten somit gewissermassen die Funktionen der Placenta der Säugetiere übernommen. Die Kiemen sind für diese Leistungen besonders geeignet durch die Dünnheit ihrer Epidermis, die grosse Zahl und zweckmässige Verteilung der Blutgefässe — im Leben sind die Kiemen durch Blutfüllung stets schön rot gefärbt — und durch ihre stete Bewegung in der Eiflüssigkeit (170, pag. 21), die wohl durch Muskeln der Visceralbogen, die sich an der Basis der Kiemen ansetzen, geleistet wird.

Die enorme Entwickelung der Kiemen im Ei hat einen Lagewechsel der beiden hinteren im Gefolge gehabt (170, pag. 21): die wohl mit stärkerer Wachstumsfähigkeit begabte zweite Kieme hat sich vor der dritten vorbei nach hinten gestreckt, ist so scheinbar zur dritten geworden und hat sich in der Längsrichtung des Embryos, die wohl der grössten Länge des nunmehr wahrscheinlich elliptisch gewordenen Eies entspricht, zur grössten von allen weiterentwickelt, die weniger entwickelungsfähige dritte, jetzt scheinbar zweite, hat mit dem geringeren Raum in der darauf senkrechten Richtung fürlieb genommen.

Was sind nun aber jene schon von J. Müller (127, pag. 710 und 128, pag. 391 f.) bemerkten „schwarzen Fransen, welche an den Hörnern des Zungenbeins oder der Kiemenbogen festzusitzen scheinen, aber nicht aus den Löchern hervorhängen", die dann später bald für innere Kiemen, bald für äussere erklärt wurden? Durch die Sarasinschen Figuren (Heft IV, Fig. 119–122) erfahren wir, dass sie den ersten drei posthyoidealen Kiemenbogen zugehören, dass sie gänzlich ungefranste, glattrandige, lappenartige Bildungen sind, während sie Peters (146) als gezackt beschreibt. Die Sarasins erklären, sie entsprächen zweifellos „den sogenannten Kiemenplatten der Salamanderlarven", so wie sie fünfzig Jahre früher schon Hogg (84, pag. 214) den Kiemenplatten der Ichthyoden an die Seite gestellt hatte, und dennoch sagen sie: (170, pag. 256). „Wir neigen uns trotz mancher Bedenken zu der Ansicht, dass diese

an den Knorpelbogen sitzenden Flügelchen als Rudimente echter innerer Fischkiemen aufzufassen seien" und machen sich dabei eines Widerspruchs schuldig, denn innere Kiemen oder auch nur Rudimente von solchen sind bis heute bei keinem urodelen Amphibium nachgewiesen worden (122, pag. 2). Ich fände nichts dagegen einzuwenden, wenn man diese Flügelchen dem oben bei Ceratodus näher beschriebenen Diaphragma der Fische einfach gleichstellen wollte. Aber an dieses Diaphragma setzen sich doch erst die inneren Kiemen an, ein solches Diaphragma ohne seitliche Anhänge könnte man doch nie und nimmer als Rudiment einer inneren Kieme auffassen. Ebensowenig kann man dies mit den Flügelchen der Cäcilien thun, deren reichliche Blutversorgung ja immerhin eine respiratorische Funktion beweisen mag. Sie sind eben wirkliche Kiemenplatten, die sich von denen der Salamanderlarven, ausser ihrer eventuellen Zackung, nur dadurch unterscheiden, dass sie nie ein Kiemendeckel bedeckt — denn auch den Kiemenplatten der Salamanderlarven dürfte eine gewisse respiratorische Funktion nicht abzusprechen sein (cf. 16, pag. 520).

Wenn Boas (18) in Bezug auf die Ichthyophiskieme bemerkt: „Bei anderen Embryonen dieser Abteilung hat man statt derartiger Kiemen eine grosse, gefässreiche Platte an jeder Seite gefunden", so kann darunter nur ein physiologischer Ersatz verstanden werden, wobei freilich — ohne Beweis — das gänzliche Fehlen äusserer Kiemen vorausgesetzt ist.

Eine höchst merkwürdige Kiemenbildung finden wir bei einer amerikanischen Cäcilie, der Typhlonectes compressicauda (= Caecilia compressicauda D. u. B.), von der Peters 1874 (148) eine genauere Beschreibung geliefert hat, aus der ich mit Zuhilfenahme der Sarasinschen Beschreibung (170, pag. 25 f.) das folgende entnommen habe (Fig. 15). Am Nacken des 157 mm langen, aus dem Eileiter geschnittenen Tieres, das übrigens keine Spur von seitlichen Kiemenöffnungen zeigt,

ragen zwei 55 mm lange, platte, unregelmässig gestaltete, deutlich aus zwei aneinander gelegten Membranen bestehende Lappen hervor, auf denen sich je ein Gefässstamm verzweigt und die an der schmalen queren Basis mit einander zusammenhängen. Aus ihrer platten, konvex-koncaven Gestalt lässt sich schliessen, dass sie ursprünglich dem Körper dicht angelegen haben. Sarasin (170, pag. 34) vermutet, dass sie durch Verwachsung aus mehreren Kiemen entstanden sein könnten: dass sie, wie Peters mitteilt (148, pag. 485), nur je eine Arterie erhalten, scheint mir nicht gerade für diese Vermutung zu sprechen — doch wird die Richtigkeit dieser Angabe bezweifelt. Nach ihrem Abfallen bleibt eine epidermislose, quere Narbe zurück. Die Funktion ist jener der Ichthyophiskieme völlig gleich — nur dass sie sich innerhalb des mütterlichen Körpers abspielt. Man kann wohl nicht umhin, mit Sarasin diese Bildungen nicht durch sekundären Wegfall der Verzweigungen zu erklären, sondern sie auf das — heute noch in der Ontogenese jeder Amphibienkieme wiederkehrende — Stadium eines einfachen ungeteilten Fortsatzes zurückzuführen. Den vielleicht kleineren Larven der Vorfahren dieses Tieres — die Larve ist die grösste bekannte, im Mutterleibe lebende Amphibienlarve — genügten wohl die allgemeinen Bedeckungen für diese Funktion. Bei dem phylogenetischen Grösserwerden der Larve trat dann das Bedürfnis nach einem besonderen Organe dafür auf, der grösste und wachstumsfähigste Kiemenfortsatz bot ein brauchbares Objekt für die Selektion, und mit der beanspruchten Leistung war auch die Form des Organes gegeben. Bei dem Austausch von Stoffen mit dem mütterlichen Körper kam es darauf an, in der auf die Richtung dieser materiellen Bewegung senkrechten Richtung eine möglichst ausgedehnte Fläche zu schaffen, jede Spaltung und Teilung wäre hier zweckwidrig gewesen; der nach aussen konvexe, ungeteilte, platte Lappen entspricht dieser Forderung am besten. Die Vorfahren von Ichthyophis besassen zweifellos schon feder-

förmige Kiemen, ähnlich denen von Amphiuma oder Kryptobranchus, ihre Funktion bestand auch noch — analog der gewöhnlichen Kiemenfunktion — in dem Austausch von Stoffen mit einer allseitig sie umgebenden Flüssigkeit, der Eiflüssigkeit, in der sie sich auch lebhaft bewegten (170, pag. 21.), hier brauchte eine durch die neuen Funktionen verlangte Oberflächenvergrösserung nur durch Wachstum unter Beibehaltung des alten Stiles zu erfolgen — die Vorfahren von Typhlonectes hatten wahrscheinlich keine oder doch nur sehr rudimentäre, nicht federförmige Kiemen, hier geht der Stoffaustausch wahrscheinlich direkt vor sich ohne Vermittelung einer umspülenden Flüssigkeit — so wurde hier ein neuer Stil geschaffen, der für die neue Funktion zweckmässigste.

Ausser Typhlonectes ist bisher nur noch Siphonops thomensis als Larve im mütterlichen Körper gefunden worden und zwar von Greeff (67, pag. 31), aber es waren „weder äussere Kiemen noch Reste derselben, noch äussere Kiemenöffnungen vorhanden, noch endlich etwas von inneren Kiemen wahrzunehmen". Greeff vermutet, dass die Larve ihre, die Atmungsorgane betreffende Metamorphose bereits vollendet habe. Doch kann man wohl die Möglichkeit des völligen Wegfalls der Bildung äusserer Kiemen hier ebenso wenig wie bei den Batrachiern von vorn herein in Abrede stellen. Überhaupt scheint es mir ein recht gewagtes Beginnen, hier irgendwie mit Analogieschlüssen zu operieren, und wenn z. B. Peters (148, pag. 483) aus dem Vorhandensein von Kiemenlöchern bei Caecilia oxyura schliesst, „dass bei dieser Art sich keine blasenförmigen Kiemen entwickeln", so kann man heute einwenden: Warum sollten nicht Kiemenlöcher ebenso gut wie mit Federkiemen mit blasenförmigen Kiemen zusammen existieren können? — Wahrscheinlich existieren sie sogar bei Typhlonectes in früheren Larvenstadien gleichzeitig! Lassen wir lieber die Hypothesen und warten wir geduldig weitere Forschungen ab, die, wie die Sarasinschen Morpho-

logie und Biologie in gleicher Weise berücksichtigen; sie werden uns gewiss noch manche überraschenden Aufschlüsse bringen.

Jedenfalls müssen wir uns die ursprüngliche Cäciliidenkieme, die vielleicht jetzt noch bei eierlegenden Arten ohne Brutpflege zu finden ist, ihrem Typus nach gänzlich der Derotremenkieme gleichend vorstellen, so dass also die Kiemenverhältnisse wohl dazu stimmen, wenn man (39, pag. 444) die Cäciliiden als nahe Verwandte der Derotremen und beide gemeinsam als mit den übrigen Urodelen verwandt auffassen will.

Die Angehörigen der Cäcilioidengruppe haben den Mangel eines — quergestreifte Muskeln und reichliches Bindegewebe führenden — Kiemenkörpers, die (jedoch nicht ganz regelmässige) Abnahme der Grösse der Kiemen von vorn nach hinten mit den Anuren, die beiderseitige Verzweigung der Kiemen mit den Salamandriden gemeinsam. Schliesslich erinnert die relative Entfernung des Kiemenansatzes vom Kiemenloche bei Ichthyophis lebhaft an die Verhältnisse bei Protopterus.

Für die den Cäciliiden nahestehenden Labyrinthodonten sind Kiemenbogen im Jugendzustande nachgewiesen — die äusseren Kiemen dürften den Larven dann wohl auch nicht gefehlt haben.

b) Salamandroida.

α) Salamandrida.

Die kiementragenden Larven der Salamandriden gehören zu den am längsten bekannten: schon Aristoteles erwähnt sie als *κορδύλοι* (cf. 111, pag. 57 und 112, pag. 89—92), Imperati (94, pag. 786) bildet eine ganze Salamanderfamilie ab, und der wundergläubige Wurffbain (210) schien wenigstens den Behauptungen anderer über ihre Existenz Glauben zu schenken — aber andere bildeten aus ihnen immer noch eigene Genera und diese Erkenntnisse wurden so wenig erweitert und verallgemeinert, dass noch im Jahre 1800 Latreille fragte: „Les jeunes Salamandres terrestres ont-elles des branchies“?

(107, pag. 19). Erst in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts wandten viele diesen Larven ihr Interesse zu und Forscher, wie Cuvier, Blumenbach (164, pag. 15 und 16), von Schreibers (177, pag. 153), Rathke (153 und 155), Funk (59), Daudin, von Siebold[1]) (181) haben die Antwort auf jene Frage gegeben. Insonderheit aber hat Rusconi, ein exakter Beobachter und kluger Experimentator wie wenige — vor allem auch auf biologischem Gebiete — durch seine Untersuchungen über verschiedene Salamandriden (162, 164, 167) viele Lücken glücklich ausgefüllt und namentlich auch eine genaue Beschreibung ihrer Respirations- und Cirkulationsorgane geliefert.

In neuerer Zeit haben Boas (16 und 17) und Maurer (122) zur Kenntnis der Kiemengefässe und auch der Kiemen selbst wertvolle Beiträge geliefert, van Bambecke (7 und 8), Gasco (60), Lessona (109), haben die Entwickelung der Larven und damit auch der Kiemen eingehend dargestellt, so dass wir über die Kiemen dieser Gruppe heute ziemlich befriedigende Kenntnisse besitzen. Bisher hat nur Schreibers (177, pag. 533) einmal auf der Versammlung der Naturforscher und Ärzte zu Wien im Jahre 1833 eine vergleichende Zusammenstellung der Salamandriden- und Perennibranchiatenkiemen vorgelegt. Doch scheint er dieselbe nicht litterarisch veröffentlicht zu haben. Seitdem hat niemand den interessanten Versuch gemacht, die verschiedenen Kiemenformen auf eine zurückzuführen — ausser etwa Boas (16), der es beiläufig und, wie mir scheint, in verschiedener Beziehung ohne Glück unternimmt. Über die Kiemen der amerikanischen Salamandriden giebt Cope (40, pag. 31 eine gute schematische Übersicht. In der Diskussion der letzten Jahrzehnte über die Neoteniefrage (28, 32, 101, 199) hat wohl

---

[1]) von Siebold war übrigens der erste, der feststellte, dass die Höcker des Filterapparates nicht Fortsätze des knorpeligen Kiemenbogens, sondern Hautbildungen seien (181, pag. 3), eine Entdeckung, die später noch mehrfach gemacht wurde, z. B. von Boas (16, pag. 516).

die biologische Bedeutung der Kiemen, nicht aber ihre Morphologie Beachtung gefunden. Ich werde im folgenden, auf eigene makroskopische und mikroskopische Untersuchungen, sowie auf solche mit der Lupe, gestützt, diesen Versuch machen. Was über Entwickelung, Gefässe, Nerven etc. gesagt ist, ist anderen jedesmal angegebenen Arbeiten entnommen.

Triton.

Ich habe die Larven verschiedener Tritonarten untersucht, irgend einen erwähnenswerten, konstanten Unterschied zwischen den Kiemen derselben aber nicht finden können, wie auch genaue Abbildungen der Larven abweichender Arten z. B. von Triton exiguus (164, pag. 51—53 nebst Taf. III, Fig. 3) einen Unterschied nicht erkennen lassen. Die folgende Beschreibung, sowie die Abbildungen gelten also für alle Spezies. Ich will die Tritonkieme als Paradigma der Salamandridengruppe nach allen Richtungen genau beschreiben und, um Wiederholungen zu vermeiden, später stets auf diese Darstellung verweisen und nur das Abweichende mitteilen.

Zur Entscheidung der Frage, ob die Kiemen nachweisbar rein ektodermalen Ursprungs sind, ist es wichtig zu wissen, ob ihre erste Anlage vor Durchbruch der Kiemenspalten gebildet wird. Nach van Bambeke (8, pag. 326,) erscheinen die Kiemenvorsprünge teilweise vor Durchbruch der Visceralspalten, und Thompson (190, pag. 294) und Maurer (122, pag. 20) geben erst nach der Anlage des Kiemenwulstes den Durchbruch der Kiemenspalten an. Nach Gasco (60) dagegen erscheint beträchtlich nach diesem Durchbruch erst der Kiemenwulst. Dieser Wulst teilt sich dann bald durch zwei Furchen in drei hintereinander liegende Buckel. Diese wachsen rasch zu drei kolbenförmigen Gebilden aus, die den drei ersten Kiemenbogen zugeordnet sind.

Mehrfach ist in der Litteratur von vier Kiemen die Rede z. B. 12, pag. 14, 16 und 165, pag. VIII)! Es ist dann

dann entweder der Kieferbogenfortsatz mitgezählt, ein ursprünglich hinter dem Auge, dann mehr ventral gelegener Fortsatz, der nur kurze Zeit besteht — und nicht einmal bei allen Arten (cf. 122, pag. 22) — und wohl trotz Maurer, der ihn für ein Homologon der äusseren Kiemen zu halten geneigt ist (122 pag. 20), nur ein embryonales Haftorgan ohne verwandtschaftliche Beziehung zu den Kiemen ist. Demgemäss scheint er auch bei den lebendig gebärenden Arten zu fehlen — wenigstens erwähnt ihn Rusconi (167) bei Salamandra maculosa weder, noch zeichnet er ihn. Oder man hat in einem etwas späteren Stadium die Anlage der vorderen Extremität mitgerechnet oder man hat nicht richtig gezählt.

Die aus dem Kiemenwulst hervorgegangenen Fortsätze verzweigen sich beim weiteren Wachstum fortschreitend in der Weise, dass nach einiger Zeit das ganze Gebilde Geweihform besitzt (60, Taf. VII, Fig. 43), wobei die Geweihenden fast ausnahmslos nach hinten und unten gerichtet sind. In diesem Stadium bietet der Habitus der Kieme keinen wesentlichen Unterschied von dem der Anurenkieme dar. Weiterhin gruppieren sich die Verzweigungen allmählich gleichmässig zu beiden Seiten eines anfangs kaum stärkeren Hauptstrahles, so dass jetzt die Kieme der von Amphiuma oder Kryptobranchus ähnelt (60, Taf. III, Figg. 44 und 45). Doch nimmt der Hauptstamm bald durch Einwandern von Muskeln und Bindegewebe an Volumen gegenüber den Zweigen zu und entwickelt sich so zum Kiemenkörper, einem Gebilde, das der Salamandroidengruppe eigentümlich ist.

Bei Tritonlarven von 2—3,5 cm Länge finden wir die drei Kiemen hinter und übereinander stehend, an toten Tieren direkt nach hinten und etwas nach oben gerichtet dem Körper anliegend, beim lebenden Tiere im Ruhezustande etwas vom Körper abstehend. Die vorderste, unterste Kieme ist 1—2 mm, die folgende 2—4 mm, die dritte 2—6 mm lang. Stets nimmt die

Grösse von vorn nach hinten zu. Der Kiemenkörper gleicht ungefähr einer dreikantigen Pyramide, deren grösstes Dreieck mit einer Basis von 1/2—1 mm und einem Winkel an der Spitze von ca. 20° nach aussen, deren zweitgrösstes nach innen und deren sehr spitzwinkeliges, schmales drittes nach unten und etwas nach innen sieht. Der obere Rand ist gewöhnlich ein wenig konvex, der untere etwas konkav. An den beiden Kanten des unteren Randes setzt sich je eine Reihe 20-40 platter, 2—3 mm langer, langgestreckt dreieckiger, an der Spitze etwas abgerundeter, ihre Kanten wenigstens an ihrer Basis einander zukehrenden Kiemenfransen an (Fig. 16). Nur selten ist eine Reihe von Kiemenfransen eine Strecke weit verdoppelt. Ich will der Einfachheit halber diese Form der Tritonkieme als Typus I derselben bezeichnen.

Bei etwas älteren Larven, von ca. 4 cm Länge, findet sich namentlich an den beiden hinteren Kiemen ein etwas anderer Bau. Es hat sich die hintere Hälfte des unteren Dreiecks unter Verdrängung der inneren Dreiecksfläche verbreitert, so dass die Spitze des Kiemenkörpers aus einer dreieckigen Pyramide zu einem fleischigen Blatte geworden ist, an dessen beiden Kanten sich die nunmehr nach oben und unten gerichteten beiden Kiemenblattreihen ansetzen. Die Reihe des oberen Randes nimmt bei der hintersten Kieme höchstens die Hälfte desselben, bei der mittleren höchstens ein Viertel ein. Die von den beiden Reihen eingeschlossene Fläche bleibt ohne Fransenbesatz, doch sind die Blattreihen nicht stets deutlich einreihig, hie und da zeigt sich eine Verdoppelung der Reihe. Ich will diese zweite Form der Tritonkieme, die offenbar nur ein erstes Glied in einer Reihe von Umbildungen, deren weitere Glieder wir später kennen lernen werden, darstellt, fernerhin Typus II derselben nennen (Fig. 17).

Der Kiemenkörper zeigt wenig zahlreiche, braune bis schwarzbraune Punkte, die sich in einiger Entfernung vom oberen Rande

zu einer demselben parallel laufenden, ziemlich kontinuierlichen Linie gruppieren. Di ht am unteren Rande sieht man aus der Tiefe eine gleiche Pigmentlinie durchschimmern, die man besser von der unteren Fläche aus zwischen den beiden Fransenreihen erkennt. Bei Lupenvergrösserung zeigen die Kiemenblättchen eine schmale, pigmentfreie Randzone und eine, von einem verschieden dichten, schwarzen Pigmentnetz, das meist nicht bis zur Spitze reicht, durchzogene mittlere Zone.

Behufs der mikroskopischen Untersuchung habe ich von allen mir zur Verfügung stehenden Kiemen Schnitte von 10—15 μ Dicke senkrecht zur Längsachse der Kieme angelegt. Die Eruierung feinerer Strukturverhältnisse war dabei nicht beabsichtigt — war doch auch das, meist schon Jahre lang in Alkohol befindliche Material dazu nicht geeignet! Gefärbt habe ich mit Hämatoxylin und Eosin. Daneben habe ich einige Kiemen frisch in Wasser untersucht.

Das Epithel der Kiemenfäden von Triton ist kubisch bis mässig abgeplattet, nach der Spitze zu meist einschichtig, an der Basis fast immer zweischichtig. Die Zellen haben einen runden Kern und sind bucklig vorgewölbt. Hie und da sieht man daran Residuen eines Flimmerbesatzes. Bei frischer Untersuchung einer Kieme von Salamandra mac. sah ich — an den Kiemenfäden, nie am Kiemenkörper — deutlich zahlreiche Büschel längerer Flimmerhaare, wie sie schon Leydig beschreibt und zeichnet (117, Fig. 23), die alle in lebhaftester, nach aussen gerichteter Bewegung waren. Leydig (115, pag. 186) sah dazwischen noch feinere gleichmässig verteilte Cilien, die er in der zuerst angeführten Abhandlung weder erwähnt noch zeichnet, deren Existenz ihm also wohl zweifelhaft geworden war. Pfitzner berichtet uns (150, pag. 497): „An dem Epithel der Kiemenblätter kommunizieren die Intercellularräume frei mit der Oberfläche, so lange die Kiemen funktionieren". „Die hierdurch geschaffene Möglichkeit einer freien Kommunikation zwischen der

intercellularen Flüssigkeit und dem das Tier umgebenden Medium lässt sich direkt unter dem Mikroskop beobachten" (ebenda pag. 495, cf. auch 170, pag. 57—72). Ich lasse die Richtigkeit dieser Beobachtungen dahingestellt.

Zwischen den beiden Reihen der Kiemenfäden besteht das Epithel aus zwei bis drei Schichten grosskerniger protoplasmaarmer Zellen.

Der fortsatzfreie Rücken der Kieme zeigt erst eine einfache Schicht ziemlich platter Epithelzellen, dann eine meist doppelte Lage grosser Zellen mit hellem, etwas vakuolärem Protoplasma und relativ kleinen Kernen (Leydigsche Zellen), zwischen denen, namentlich in der tieferen Schicht, Zellen des gleichen Charakters, wie die der anderen Seite, eingestreut sind. Hie und da findet man im Epithel des Kiemenkörpers spärliches, schwarzes bis gelbbräunliches Pigment, das dem Epithel der Kiemenfäden gänzlich fehlt. Das Epithel des Kiemenkörpers sowie der Kiemenfäden zeigt nach Paulicki (144, pag. 163) stets sehr reichliche Kernfiguren.

Gegen das Bindegewebe ist das Epithel von einer durch Hämatoxylin sich violett färbenden Basalmembran abgegrenzt, die den Kiemenfransen fehlt.

Die grosse Masse des Kiemenkörpers wird von einem ziemlich zellarmen, fibrillären Bindegewebe gebildet —, und wenn Dugès (47, pag. 174) von einer fibro-kartilaginösen Bekleidung der Gefässe spricht, so ist das falsch. Innerhalb befindet sich an der Seite der Kiemenfäden eine Arterie, von einem ziemlich breiten Ringe eines grobmaschigen Netzes gelbbraunen Pigmentes umgeben. Am Rücken der Kieme, nahe dem Epithel, liegt die Vene, von einem schmaleren Pigmentkranz umgeben. Es sind dies die beiden Gefässe, deren Pigmentstreifen wir schon bei der makroskopischen Besichtigung durchschimmern sahen. Daneben sehen wir noch im Bindegewebe an verschiedenen Stellen kleine Gefässe — die von den Kiemenfransen zurückführenden Venen.

Die Kiemenfransen haben stets zwei ungeteilt an den Kanten verlaufende kapillare Gefässe. Zwischen diesen befindet sich ein zellreiches, von dünneren Kapillaren durchzogenes Bindegewebe mit reichlichem, netzförmig verzweigtem, schwarzem Pigment.

Zu jeder Seite der Kiemenarterie liegt ein Muskel, der ungeteilt den Kiemenkörper bis zur Spitze durchzieht und nie Fortsätze in die Kiemenfäden sendet.

In der Nähe des einen Muskels findet sich konstant ein Nervenbündel, von dem ich auch nie Fortsätze in die Kiemenfäden verfolgen konnte.

Die Gefässe bilden sich nach Maurer (122, pag. 15 f.) derart, dass sich gleichzeitig drei primäre Gefässbögen und drei, von jenen sich lateral ausbuchtende, sekundäre Gefässe bilden, die sich in den kolbenförmigen Kiemenfortsatz hinein erstrecken und mit dessen weiterer Verzweigung sich ebenfalls teilen. Stets liegt im keilförmigen Kiemenkörper, wie in dem primären Bogen, die Arterie ventral, also den Kiemenblättchen genähert, die Vene dorsal; bei flächenhafter Ausbreitung des Kiemenkörpers liegt die Arterie innen, die Vene aussen.

Über die Herkunft der in den Kiemenbüscheln vorgefundenen Muskeln meldet uns Cuvier (42, pag. 197): „Die drei Kiemenbüschel werden hin und her bewegt durch ebensoviel Muskelpaare, die sich oberhalb und unterhalb an der konvexen Seite der Kiemenbögen befestigen" und die, wie wir sahen, den ganzen Kiemenkörper durchziehen. Doch entspringen nach Fischer (57, pag. 38) die Levatores branchiarum von dem jeweils folgenden Kiemenbogen. Auch erwähnt dieser Autor Variationen der Kiemenbüschelmuskeln nach Zahl und Ansatz bei den verschiedenen Perennibranchiaten, worauf ich hiermit verweisen will, um meine Bemerkungen weiterhin auf die in den Kiemen selbst verlaufenden Muskelbündel beschränken zu können.

Die Untersucher des Nervensystems der Larve von Salamandra maculosa, von Plessen und Rabinowitz (151), bilden

zwar die äusseren Kiemen besonders ab, erwähnen aber nichts von den Nerven derselben. Doch wird von einem Aste des Vagus gesagt (pag. 18), er gehe mit dem Hauptaste zum ersten Kiemenbogen und vom folgenden: „er zerfällt in Äste, die zu den Muskeln und der Haut des Kiemendeckels und der Kiemenbögen gehn" — so dass also wohl der Vagus die äusseren Kiemen versorgt, was eine Abbildung von Wiedersheim (207 b erste Auflage) mir bestätigt. Nach Wilder jedoch (209) wird bei Siren die erste und dritte Kieme vom Vagus, die zweite vom Glossopharyngeus versorgt. Fischers Angaben (57, pag. 140) weichen wiederum hiervon ab — nach ihm wechselt das Verbreitungsgebiet des Vagus und des Glossopharyngeus bei den verschiedenen Perennibranchiaten.

Die Kiemen bleiben beim Triton stets mehrere Monate — die Sommermonate — hindurch, manchmal werden sie noch den Winter über beibehalten, (Triton alpestris 101, pag. 349), ja manchmal werden Larven mit Kiemen geschlechtsreif, (Triton marmoratus 174, pag. 46, Triton taeniatus (punctatus) 96, Triton alpestris 56, Triton cristatus 51) — eine Form, die man früher unter dem Namen Proteus tritonicus Laurenti als besondere Spezies aufgeführt hat. Wir haben also im Triton einen fakultativen Perennibranchiaten zu sehen — wenn wir mit diesem Ausdruck diejenigen Urodelen bezeichnen wollen, die als kiementragende Tiere geschlechtsreif werden können, wobei anzunehmen ist, dass sie dann das ganze Leben hindurch kiementragend bleiben, was auch mit den Beobachtungen Dumérils über Amblystoma, dass nur Individuen, die sich noch nicht fortgepflanzt haben, sich umwandeln (49, pag. 383), in bester Übereinstimmung steht.

In der Regel aber schrumpfen im Herbst die Kiemenfäden nach Verlust ihres Flimmerbesatzes (136, pag. 514) mehr und mehr ein, dann verkleinert sich auch der Kiemenkörper, dessen Gefässe noch eine Zeit lang den bisherigen Verzweigungstypus bewahrt haben (Vergl. 164, Pl. 5, Fig. 5), und schwindet, während

die Kiemenspalten vom Kiemendeckel überwachsen werden, durch Resorption gänzlich.

Salamandrina perspicillata.

Die Kiemen dieses, nach Wiedersheim (201) höchst entwickelten Salamandrinen haben, wie ich aus Lessonas Schrift ersehe (109), genau dieselbe Entwickelung wie die Tritonkiemen und stellen sich in ihrer höchsten Ausbildung folgendermassen dar. Die drei Kiemen sitzen — wie immer an das dorsale Ende der vordersten Visceralbogen sich ansetzend — auf einer gemeinsamen Hautvorwölbung. Sie besitzen einen ziemlich gut entwickelten, ungenau dreikantigen Kiemenkörper, an dessen beiden unteren Rändern sich je acht bis zehn kolbige Fortsätze ansetzen. Hier und da erhebt sich auch von der unteren Fläche ein Fortsatz. Das Ganze stellt also eine etwas vergröberte Tritonkieme, Typus I, dar (Fig. 22).

Desmognathus fusca.

Über die Kiemen der Larven dieses amerikanischen Salamandriden war bis vor kurzem nichts bekannt, vielmehr bemerkt noch Cope (40, pag. 191) besonders: „there are no dermal appendages developed in this genus at the breeding season“. Erst neuerdings erwähnte Wilder beiläufig, dass die Larven die typischen drei Paar äusserer Kiemenbüschel besitzen (210, pag. 217), er fand sie schon bei Exemplaren von 16,5 mm. Mir liegen drei Entwickelungsstadien kiementragender Larven in je mehreren Exemplaren vor. Bei 3 cm langen Larven zeigt sich ein recht gering entwickelter Kiemenkörper, an dem ca. 1 mm lange Kiemenfäden sitzen — 6—8 in jeder Reihe. Im folgenden Stadium ist der Kiemenkörper etwas prominenter und im letzten Stadium — die Larve ist 4 cm lang — haben wir die voll entwickelte Kieme vor uns, die in allen Beziehungen einer Tritonkieme, Typus I, im Kleinen entspricht. Der Kiemenkörper misst $1^1/_2$—2 mm, die Kiemenfransen, jetzt ca. 25, sind $^1/_2$—$1^1/_2$ mm

lang (Fig. 21). Auch hier nimmt die Grösse der Kiemen von vorn nach hinten zu.

An Desmognathus schliesst sich Ochrophaea nahe an. Da Wilder (l. c.) berichtet, er „habe keine Unterscheidungsmerkmale zwischen den Larvenformen der beiden Arten beobachtet", so gleichen zweifellos auch die Kiemen einander.

Weiterhin schliessen sich hier wahrscheinlich die weitaus meisten Angehörigen der Spelerpesgruppe an. So meldet uns Cope (40, pag. 31) über die Kiemen der Larven von Gyrinophilus porphyriticus nnd Spelerpes bilineatus, die nach ihm (40, pag. 161) ein längeres Larvenleben als gewöhnlich haben: „Fimbriae flad, long, chiefly confined to the lower margin of process" — also wohl eine Desmognathuskieme, etwas vergrössert und mit längeren Kiemenfäden versehen. Abzuweichen scheint nur Plethodon. Von ihm berichtet Cope (40, pag. 132), dass er schon als ganz kleine Larve sich umwandelt: die Kiemen hätten daher keine Funktion. Über Plethodon cinereus bemerkt er (pag. 134), dass derselbe mit Kiemen das Ei verlässt, sie jedoch bald verliert. Die Kiemen beschreibt er: „Fimbriae few, subclavate", sie ähneln also vielleicht den Kiemen von Pseudobranchus oder einer degenerierten Sirenkieme, was mit der Thatsache gut übereinstimmen würde, dass Plethodon während seines ganzes Lebens nie im Wasser existiert (cf. 212, pag. 273). Von Pelonectes und Chioglossa hat Bosca Larven gesehen (19, pag. 248 und 250), aber er meldet uns nichts über ihre Kiemen. Tourneville erwähnt von Pelonectes Boscai (192, pag. 86): „un tout jeune, qu'il serait fort difficile, si l'on ignorait la provenance, de distinguer des jeunes Tritons ponctué et palmé", woraus wir wohl auch auf die Gleichheit der Kiemen schliessen dürfen.

Salamandra.

I. Wenn man die Kieme einer aus dem Uterus geschnittenen Larve von Salamandra maculosa zum ersten Male sieht,

so wundert man sich über die gewaltige Verschiedenheit von der Tritonkieme. Sie ist grösser und hat die Form eines fingerförmig gelappten Blattes. Der Körper ist kaum länger als der der Tritonkieme, aber ganz platt, kaum dicker als die Kiemen fransen. Diese setzen sich 6–8 jederseits in einer Reihe, die Ebene des Kiemenkörpers fortsetzend, an ihn an, ohne sich markant von ihm abzusetzen — manchmal nehmen noch einige wenige von der Innenfläche ihren Ursprung. Sie sind meist so lang wie der Kiemenkörper, ja übertreffen ihn teilweise an Länge beträchtlich (Fig. 18).

II. Nachdem diese Kiemen sich schon gegen Ende des intrauterinen Lebens verkleinert haben (115, pag. 253), ändert sich ihre Form wesentlich mit der Geburt des Tieres und mit dem Eintritt des Wasserlebens — eine auffallende und für unsere Auffassung der Kiemen sehr ins Gewicht fallende Thatsache, um deren Erklärung sich schon Rusconi vergebens bemühte (167, pag. 39 u. 50). Bei freilebenden Larven finden wir einen fleischigen Kiemenkörper, ähnlich dem der Tritonkieme und bald diesem, bald jenem Typus derselben sich nähernd, an den sich eine grössere Anzahl von Kiemenfäden als vorher ansetzen (diesen Unterschied hat auch v. Siebold 181, pag. 1 konstatiert), die jedoch gegen früher an Länge reduziert sind (so auch Boas 16, pag. 517). Die Zahl der Kiemenfäden ist beträchtlich geringer als bei der Tritonkieme — ca. 20 in jeder Reihe.

Wodurch erklärt sich jene eigenartige erste Form der Salamanderkieme? Zweifellos dadurch, dass der Landsalamander in jener Zeit im mütterlichen Körper lebt! Dann aber müssen wir die durch das intrauterine Leben an den Kiemen hervorgerufenen Veränderungen viel reiner und widerspruchsfreier bei Salamandra atra durchgeführt sehen, die doch ihr ganzes Larvenleben im Uterus zubringt. Betrachten wir also erst deren Kiemen!

In der ersten Zeit der Entwickelung gleichen die Kiemen

von Salamandra atra denen der im Uterus befindlichen Larven von Salamandra maculosa. Weiterhin treten die Kiemenfransen verhältnismässig zurück und der Kiemenkörper mehr und mehr in den Vordergrund. Bei 4–6 cm langen Larven von Salamandra atra finden wir jederseits drei Kiemen (Fig. 19), die uns von vorn herein durch ihre Länge imponieren -- es sind auch in der That die relativ längsten in der ganzen Salamandridengruppe. Bei meinen Exemplaren misst die vorderste 5–7, die zweite 6–10, die dritte 10—15 mm. Aber wahrscheinlich werden sie noch beträchtlich länger, denn Hyrtl versichert uns (90, pag. 56), dass sie in einer gewissen Periode der Entwickelung bis zum Schwanzende reichen. Die erste Kieme liegt nach vorn und oben, die mittlere nach oben und hinten, die hinterste nach hinten dem Körper des Tieres direkt an.

Vor allem erfreuen sich die Kiemen eines sehr ausgebildeten Kiemenkörpers — die mehrfach z. B. auch von Wiedersheim im Lehrbuch und Grundriss reproduzierte Abbildung von Frl. von Chauvin (33, Fig. 4) ist in dieser Hinsicht unrichtig — ich wenigstens habe bei Salamandra atra nie so körperlose Kiemen gesehen. Der Kiemenkörper ist ziemlich dünn, platt, an der Basis 2–4 mm breit und stellt ein langgestrecktes, gleichschenkeliges Dreieck dar. An der Basis ist die erste und zweite Kieme oft, die zweite und dritte fast stets einige Millimeter weit mit einander verwachsen. Durch die Mitte des Kiemenkörpers zieht eine etwas dunklere Linie, die sich bei Betrachtung mit der Lupe als durch zwei Reihen von Chromatophoren gebildet erweist — eine gleiche, etwas weniger ausgeprägte sieht man an der Innenseite. An jeder Kante des Kiemenkörpers setzt sich eine einfache, nur an der Spitze gelegentlich verdoppelte Reihe von 20—40 Fransen an. Dieselben sind platt, an ihrer Basis ca. $^1/_2$ mm breit, 2–4 mm lang, regelmässig sich zuspitzend, doch am Ende etwas abgerundet. Sie nehmen von der Basis des Kiemenkörpers nach der Spitze zu

etwas an Länge ab. Die Fransen, sowie der ganze Kiemenkörper zeigen zahlreiche, hellbraune Pigmentpunkte. Bei der mikroskopischen Untersuchung fällt vor allem die geringe Dicke des Epithels des Kiemenkörpers auf: es ist zweischichtig, zudem ist noch die obere Schicht, besonders an der Aussenfläche, beträchtlich abgeplattet, und von jenen grossen, protoplasmareichen Zellen, die wir am Kiemenkörper der Tritonkieme fanden, ist nichts zu bemerken. Das Epithel zeigt hie und da gelbes Pigment. Das Epithel der Kiemenfäden ist bald ein- bald zweischichtig. Cilien hat Wiedersheim darauf nicht wahrgenommen, (206, pag. 477.)

Dicht unter dem Epithel finden wir an der Aussenseite neben einer grossen, von gelbem Pigment umgebenen Vene, deren Verlauf wir daran schon makroskopisch erkannten, eine grössere Anzahl — bis acht — meist quer, seltener längs getroffener kleinerer Gefässe. Neben der Hauptarterie an der Innenseite finden wir noch zwei bis drei kleinere, nicht selten auf der grössten Strecke ihres Verlaufes von der Arterie zu den Kiemenfäden längs getroffene Gefässe. Die Kiemenfäden besitzen ausser den zwei Randgefässen zahlreiche Kapillaren in dem ziemlich breiten, mit gelbem Pigment reichlich versehenen Bindegewebe des Achsenstrahls.

Die zwei, zu beiden Seiten der Arterie liegenden Muskelbündel sind konstant in je drei gespalten. Ebenso ist der Nerv nicht mehr einheitlich. Gegen die Spitze zu wird das Bindegewebe gefäss- und zellreicher, das Epithel mehrschichtiger, die Kiemenfäden scheinen manchmal nur aus Epithel zu bestehen — offenbar finden hier noch lebhafte Wachstumsvorgänge statt, es sind also die mir vorliegenden Kiemen noch nicht ausgewachsen (s. oben: Länge).

Es ist schon von andern mehrfach behauptet worden, z. B. von Leydig (115, pag. 276) und von Wiedersheim (206, pag. 477) und scheint auch mir zweifellos, dass diese Kiemen ebenso wie

die andern, die sich im Embryonalleben zu beträchtlicherer Grösse entwickeln, wichtige Funktionen für den Embryo zu erfüllen haben, dass sie, wie die Ichthyophis- und Typhlonecteskieme, embryonale Respirations- und Nutritionsorgane sind, und zwar scheint hier hauptsächlich auch der Kiemenkörper diesen Leistungen angepasst zu sein. Die Plattheit des Kiemenkörpers, seine auffallende Prävalenz gegenüber seinen Anhängen, das Verwachsensein der Kiemen an der Basis — alles dies liegt im Sinne des oben bei Besprechung der Typhlonecteskieme entwickelten Prinzips der Schaffung einer möglichst grossen Fläche, und die geringe Dicke des Epithels — besonders an der Aussenseite, die zahlreichen Gefässe dicht unter demselben — mag dies nun durch eine Teilung der von den Kiemenfäden zurückführenden Gefässe oder dadurch bedingt seien, dass sie in spitzerem Winkel zur Längsachse der Kieme verlaufen — mögen weiterhin diese Funktion begünstigen, wobei freilich eine Aufnahme geformter Elemente nach Wiedersheim (206, pag. 477) auszuschliessen wäre. Die Lebhaftigkeit der Stoffwechselprozesse beweist uns auch der Umstand, dass im mütterlichen Körper die vollentwickelten Kiemen stets blutrot gefärbt sind (33, pag. 330) und sich lebhaft in der sehr reichlich Blut und Serum enthaltenden Flüssigkeit des mütterlichen Eileiters auf und ab bewegen (206).

Die Kiemen scheinen übrigens nicht das einzige für solche Zwecke umgemodelte Organ zu sein. Der Schwanz der Larven der Salamandra atra ist nach v. d. Hoeven (82) relativ grösser als der von Salamandra maculosa und erleidet bei der künstlichen Einleitung eines Larvenlebens im Wasser beträchtliche Umwandlungen (33, pag. 334).

Die Umformung der Kieme für diese embryonalen Funktionen ist hier so weit getrieben, dass sie für die Funktion der Wasseratmung gar nicht mehr brauchbar ist (33, pag. 332). Die aus dem Uterus geschnittene und ins Wasser gebrachte Larve

verliert die Kiemen und produziert kurze, blasenförmige, nur mit wenigen Anhängen versehene, steif vom Kopf abstehende neue (Fig. 20). Bei Siren (202 u. 58, pag. 34), Proteus (33, pag. 335), Menobranchus (58, pag. 30), Axolotl (33, pag. 335), bei Tritonenlarven und Larven des gefleckten Salamanders werden verlorene Kiemen, wie viele andere Körperteile bei Amphibien (vergl. 58), reproduziert, ohne dass sich die neugebildeten von den alten wesentlich unterscheiden. Auch in dieser Beziehung nimmt also die Kieme von Salamandra atra eine ganz exceptionelle Stellung ein. Durch die Produktion einer so hoch entwickelten und für spezielle Embryonalfunktionen differenzierten Kieme ist die Produktionskraft des Tieres in dieser Richtung gewissermassen erschöpft, eine Reproduktion nicht möglich. Dem Atmungsbedürfnis des Tieres wird durch eine ganz plumpe, provisorische, geradezu atypisch zu nennende Bildung genügt. Vielleicht ist die von Frl. v. Chauvin konstatierte, der neugebildeten Kieme ähnliche Kiemenmissbildung (33, pag. 349) auf eine — bei dem weiten Transport von Graubünden nach Freiburg doch recht wohl mögliche — intrauterine Läsion der Kiemenbüschel, mit Verlust und andersartiger Reproduktion derselben zurückzuführen; sie würde dann die Unmöglichkeit einer Reproduktion auch unter völlig gleichen Verhältnissen — eben im Uterus — beweisen.

Schon einige Zeit vor der Geburt werden die Kiemen etwas zurückgebildet (33, pag. 342) und werden am Ende des intrauterinen Lebens rasch völlig resorbiert (177, pag. 530 u. 176, pag. 54), so dass die Jungen gänzlich ohne Kiemen zur Welt kommen.

Die Form der Kieme von im Uterus befindlichen Larven von Salamandra mac. erklärt sich analog wie bei Sal. atra. Nur ist hier die Umgestaltung für Funktionen des Embryonallebens im mütterlichen Körper in engen Grenzen gehalten, dafür aber auch die Möglichkeit einer Umwandlung der Kieme zu einem Atmungsorgane der weiterhin im Wasser lebenden Larve beibehalten worden. Die histologische Struktur ist, abgesehen von

dem allen Salamandridenkiemen Gemeinsamen, sehr wechselnd und zeigt ebenso wie die Gesamtform mannigfache Übergänge zwischen der Tritonkieme und der Kieme von Sal. atra. Wechselt doch auch die Zeit ihres Verweilens im Mutterleibe sehr bedeutend (177, pag. 529, cf. auch 100 und 55, pag. 497 f.), ja kann unter besonderen Umständen auf Null reduziert werden (26, pag. 211 u. 174, pag. 79). Bemerkenswert scheint nur, dass die Kiemen vor der Geburt gelbes, nach der Geburt fast nur schwarzes Pigment besitzen, worauf schon Leydig für das ganze Tier aufmerksam macht (115, pag. 255, ebenso 55, pag. 472).

Es liegt nahe und ist leicht, die platte Salamanderkieme auf Typus II der Tritonkieme zurückzuführen: man braucht sich nur den dort begonnenen Prozess der Verdrängung der hinteren Fläche durch die untere vollendet zu denken. Aber eine dem Typus I der Tritonkieme entsprechende Form, die wir doch als ontogenetisch vorausgehend zu postulieren hätten, wird nie vorher, sondern höchstens — bei Sal. mac. — nachher absolviert. Wir thun also besser und befinden uns mit dem thatsächlichen Verlaufe der Entwickelung in völliger Übereinstimmung, wenn wir die Sache so darstellen, dass, wenn die Kieme das oben erwähnten Derotremenstadium erreicht hat, das einwandernde Muskel- und Bindegewebe entsprechend den Bildungsgesetzen eines embryonalen Respirations- und Nutritionsorganes eine platte Form annimmt, und dass bei Sal. atra die folgenden Stadien als entbehrlich und infolge der weitgehenden Anpassung nicht mehr erreichbar wegfallen, bei Sal. mac. dagegen die für die Respiration der Larven brauchbareren Formen der Tritonkieme noch nachher gebildet werden.

Es scheint mir nicht geraten, von der in dieser Weise modifizierten und auch in ihrer larvalen Form vielfach wechselnden Kieme von Sal. mac. die übrigen Salamandroidenkiemen abzuleiten, wie Boas es thut (16); die Tritonkieme bietet einfachere,

ungetrübtere Verhältnisse und wird sich als für diesen Zweck ausserordentlich brauchbar erweisen.

Sal. mac. wird meist im April als kiementragende Larve geboren und verliert in der Regel im Herbst die Kiemen. Doch hat schon Rusconi einen Fall von längerer Dauer des Larvenlebens konstatiert (167, pag. 22); gleiche Beobachtungen sind später noch von Knauer, Schreiber, Camerano (28, pag. 20) gemacht worden.

Pleurodeles Waltlii.

Über diesen spanischen Salamander finde ich bei Schreiber (174, pag. 61 und 62) folgende Angaben: „Von den drei grossen Kiemenbüscheln ist der mittlere der kürzeste, während der untere und längste bis hinter die Kniee der Vorderbeine reicht.“ Diese „untere“ Kieme ist wohl die hinterste. „Da man häufig Larven findet, die schon ziemlich erwachsenen Tieren an Grösse kaum nachstehen oder wenigstens die frisch verwandelten Jungen an Länge mindestens um das doppelte, an Volumen aber wohl um das sechs- bis achtfache übertreffen, so liegt die Vermutung nahe, dass diese Spezies sich nicht immer verwandelt, sondern nach Art der Axolotl — denen diese grossen Larven auch auffällig ähnlich sehen — nebst der vollendeten auch in der Larvenform oft durch das ganze Leben permanent vorkommt. Da unter einer Partie mir aus Andalusien zugekommener Pleurodeles, welche zu derselben Zeit und in demselben Tümpel gefangen wurden, die Anzahl dieser Larven und der erwachsenen Tiere nahezu eine gleich grosse war, so scheint diese Axolotlform vielleicht ebenso häufig vorzukommen wie die vollendete.“ Nur verstehe ich nicht, warum Schreiber sich mit einer Vermutung begnügt hat und nicht durch Untersuchung einer einzigen derartigen Larve auf die Entwickelung der Geschlechtsorgane eine sichere Entscheidung der Frage gebracht hat. Eine Beobachtung von Vaillant (193) spricht nicht gerade für diese Vermutung Schreibers. In der Menagerie des Pariser Museums ent-

wickelten sich aus Pleurodeleseiern Junge, deren Kiemen nach $2^1/_2$ Monaten atrophierten, worauf sich sämtliche Tiere — 0,07 bis 0,08 m lang — ohne aus dem Wasser zu gehen, verwandelten.

Amblystoma mexicanum.

Dieser grosse mexikanische Molch hat seine Stellung im System der Amphibien oft gewechselt. Als Alexander von Humbold den ersten Axolotl nach Europa brachte, erklärte Cuvier (42) ihn für eine Larve. Doch sprachen sich andere Forscher, z. B. J. Müller, entschieden dagegen aus, ein Tier mit voll entwickelten Reproduktionsorganen als Larve gelten zu lassen, und so wurde er den Perennibranchiaten beigesellt (cf. 85 und 112). Die Beobachtungen Dumérils (48), die Experimente des Frl. von Chauvin (32) brachten die Erkenntnis, dass das Tier sich verwandeln könne — dass seine nordamerikanischen Verwandten dies regelmässig thun, wusste man bereits — und seit man durch Velascos Mitteilungen erfahren hat (194, cf. auch 40, pag. 453 f.), dass sich auch der Siredon pisciformis — entgegen der bisherigen Annahme — in seiner Heimat regelmässig verwandelt, zählt man die gesamte Gattung Amblystoma den Salamandriden zu, bei denen wir ja auch schon mehrfach Geschlechtsreife bei kiementragenden Individuen kennen gelernt haben.

Wenn wir die Abbildungen, die die Entwickelung der Amblystoma mexicanum darstellen, mit Rücksicht auf die verschiedenen Entwickelungszustände der Kiemen betrachten (8, Taf. XII, Figg. 31—34, und 138, plate 21, Figg. 1—3 und 5—7, doch sind Parkers Figuren wohl nicht ganz einwandsfrei), so fällt uns auf, dass ein Stadium, das wir bei der Tritonkieme als Derotremenstadium bezeichneten, nicht vorhanden ist, da gleich mit dem Auftreten der beiderseitigen Verzweigung ein dickerer Mittelstrahl sich von den Seitenstrahlen als Kiemenkörper abhebt: ich vermute, dass dem eine frühzeitigere Ein-

wanderung der dem Kiemenkörper eigentümlichen Gewebsbestandteile, von reichlichem Bindegewebe, Muskeln und Nerven zu Grunde liegt.

Bei Larven von noch nicht 2 cm Länge finde ich Kiemen von 2 mm vom Typus I der Tritonkieme. Bei Larven von 5,5 mm ändert sich die Form etwas durch Verschmälerung der hinteren Fläche unter Verbreiterung der unteren. An jeder der unteren Kanten sitzen 3—4 Reihen von je 30 dichtgestellten, feinen, geraden Kiemenfäden — alle nach unten gerichtet. Die Grösse der Kiemen schreitet von vorn nach hinten fort, von 3 - 8 mm.

I. Kiemen von Larven von 9 cm Länge zeigen den Typus II der Tritonkieme. Vom oberen Rande sind bei der hintersten Kieme die hinteren zwei Drittel, bei den beiden vorderen das hintere Drittel mit nach oben gerichteten Kiemenfäden besetzt (Fig. 24). Die Kiemen nehmen nicht nur die Gegend über den Kiemenbogen ein, sondern greifen auch auf das obere Drittel der freien Kiemenbogen über. Da letztere nach hinten länger werden, so liegt jede folgende etwas über der vorhergehenden. Das Längenverhältniss der Kiemen ist nicht konstant, doch ist meist die hinterste die längste. Der Kiemenkörper ist dick, blattförmig. Die Zahl der Reihen der Kiemenfäden beträgt circa 10—12, so dass fast die ganze hintere Fläche besetzt ist. Die Fransen sind dreieckig, langgestreckt und nehmen, von der Basis des Kiemenkörpers nach der Spitze zu, von 10—1 mm ab. Boas (16, pag. 529) konstatiert gelegentliche Zipfelung der Kiemenfäden, ich habe sie nie gesehen. Kiemenkörper und Kiemenfäden sind recht pigmentreich, nur sind die Spitzen der Kiemenfäden und meist auch die von anderen verdeckten Kiemenfäden pigmentfrei.

II. Bei einem 25 cm langen Axolotl sehe ich einen oben abgerundeten, sich allmählich zuspitzenden, ungefähr pfriemenförmigen Kiemenkörper von 5 cm Länge, an dessen Unterfläche sich sehr zahlreiche, platte bis drehrunde Kiemenfäden von

1—2 cm Länge ansetzen. Es ist diese Form augenscheinlich weder Boas (16) noch Cope (40) zu Gesicht gekommen — doch scheinen die Axolotl, die Cuvier (42) und Home (86) vorlagen, derartige Kiemen besessen zu haben; sie zeigen offenbar nähere Verwandtschaft zu Typus I der Tritonkieme. Überhaupt scheint mir die Form sehr wechselnd, wie ja auch die Zeit der Existenz und damit die Ausbildung der Kieme sehr wechselt (vgl. auch Cope 40, pag. 49). Wenigstens berichtet Velasco uns von Amblystomen von 8—10 cm, während man in den Sammlungen vielfach 3—4mal so grosse Axolotl findet. Wahrscheinlich gehört die zuletzt beschriebene Form einem perennibranchiaten Axolotl an, wofür mir auch der dicke Kiemendeckel zu sprechen scheint. Die Kiemen der Larven der übrigen 12 (Cope 40) oder 21 (Strauch 188) nicht perennibranchiaten Amblystomen dürften verschiedene Zwischenstellungen zwischen dieser und der Tritonkieme einnehmen.

Das Epithel des Kiemenkörpers — eines 9 cm langen Siredon — zeigt dieselben Schichten, nur dicker, wie die Tritonkieme. Das Protoplasma der grossen Zellen ist stärker granuliert. Ausser der gewöhnlichen Arterie finden wir im Rücken der Kieme noch konstant eine und meist eine zwischen den Muskeln; zahlreiche Venen besonders am Rande, eine grössere an der Innenseite. Nach aussen von der Arterie liegt ein grösseres, höchstens durch dünne Bindegewebssepta in drei Teile zersprengtes Muskelbündel, an der Innenseite, parallel dem Rande sich hinziehend, 5—8 wechselnd grosse. Die Muskeln verlieren sich bei Beginn des letzten Viertels des Kiemenkörpers. Ein einheitlicher Nerv ist nicht vorhanden: man trifft an der Aussenseite meist einen, an der Innenseite 2—3 in der Nähe der Muskeln. Nerven und Muskeln gehen hier ebensowenig wie sonst irgendwo in die Kiemenfäden hinein. Das Epithel der Kiemenfäden ist ein- bis zweischichtig; auch Carrière (31, pag. 23) zweifelte an seiner Einschichtigkeit. An jeder Kante

befindet sich ein grösseres Gefäss, dazwischen pigmentreiches Bindegewebe mit zahlreichen Kapillaren.

Noch will ich erwähnen, dass der Axolotl zwei wohlentwickelte Kiemendeckel besitzt, die sich ventral vereinigen und deren Rand meist wie bei Salamander- und Tritonlarven eine dünne Membran ist, worauf schon Baird (85, pag. 122) als „a larval character" aufmerksam machte (vergl. jedoch pag. 109).

Interessant und bezeichnend für die Neigung des Axolotl zum Larvenleben ist die Mitteilung des Frl. v. Chauvin (164), dass ein beinahe gänzlich umgewandelter Axolotl, ins Wasser zurückgebracht, wieder Kiemen bekam.

Wahrscheinlich verliert das Siredon mexicanum in seiner Heimat im Laufe des ersten Lebensjahres seine Kiemen, ebenso wie normalerweise die übrigen Salamandriden und nahe verwandte Amblystomalarven, z. B. Siredon lichenoides (nach Cope 40, pag. 83) und ebenso wie nach Dumérils Beobachtungen (49, pag. 383) die in der Gefangenschaft sich umwandelnden Exemplare. Ist es dann nicht umgewandelt, so bleibt es auf seiner primitiven Stufe stehen. Bei den Tieren in der Gefangenschaft finden wir oft das merkwürdige Verhältnis, dass sie entweder die Kiemen verlieren und sterile Amblystomen werden oder kiementragend bleiben, geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen — beide physiologische Wachstumsvorgänge zu leisten, scheint ihnen in der Gefangenschaft wenigstens nicht möglich zu sein.

Ich möchte übrigens, trotz Velasco, den Axolotl als fakultativen Perennibranchiaten betrachten, denn es scheint mir einerseits sehr wahrscheinlich, dass das bei gefangenen Axolotln konstatierte Verhältnis: entweder Umwandlung im ersten Jahre oder lebenslange Fixierung des Larvenstadiums, auch in Mexiko besteht und andererseits höchst unwahrscheinlich, dass das Tier die bei in Mexiko gefangenen Axolotln konstatierte Länge von 20—25, ja selbst 30 cm in einem Jahre erreicht.

Chondrotus tenebrosus. (Fig. 23.)

Nach Copes Schilderung (40, pag. 31 und 114) und Abbildungen (pag. 24, Fig. IX) entspringt hier der Kiemenkörper nicht nur dorsal von den Kiemenspalten, sondern von der ganzen Länge der freien Visceralbogen; am meisten auf den Rücken scheint noch der Ursprung der dritten Kieme überzugreifen. Es wäre hier somit der Vorgang der Besetzung der Kiemenplatten durch die äusseren Kiemen, den wir bei Axolotl und Ichthyoden begonnen sehen, zu Ende geführt. Der Kiemenkörper zeichnet sich durch seine gegenüber seiner Länge beträchtliche Höhe aus. Die ganze hintere Kante ist dicht von vielen Reihen von Kiemenfäden besetzt. Weiterhin beschreibt Cope die Kiemen einer Larva from Simiahmoo, Washington Territory, probably of a Chrondotus folgendermassen (40, pag. 31): „Septa bearing flat, thread-like fimbriae, which arise posteriorly and are often divided.“ Die Kieme würde nach der Beschreibung ungefähr einer gut entwickelten Sirenkieme gleichen.

Für eine grosse Anzahl von Salamandriden habe ich Mitteilungen über die Kiemen der Larven nicht ausfindig machen können. Von vielen sind ja offenbar die Larven nicht bekannt. Im allgemeinen dürfen wir wohl nach unseren bisherigen Kenntnissen annehmen, dass diese Kiemen dem Urtypus der Salamandridenkieme, dem der Tritonkieme, ziemlich nahe stehen. Nur zwei Momente haben sich als fähig erwiesen, diesen Typus wesentlich zu alterieren: eine beträchtliche Verlängerung des Larvenlebens — die Endprodukte der Einwirkung dieses Faktors werden wir noch bei den Ichthyoden kennen lernen — und die Existenz der Larve im Mutterleibe [1]). In diesen Fällen haben wir allerdings auf beträchtliche Abweichungen des Kiementypus zu rechnen.

[1]) Eine ähnliche Einwirkung könnte auch eine etwaige längere Brutpflege haben.

β) Ichthyoda.

Natürlich haben, seit man die Perennibranchiaten genauer kennen gelernt hat, die für sie charakteristischen Organe, die äusseren Kiemen, das Interesse der Forscher erregt. Aber durch die fischähnliche Gestalt der Tiere, die bleibenden Kiemenspalten und ähnliche mit den Fischen gemeinsame Eigenschaften liess man sich anfangs vielfach verleiten, die Kiemen als den Fischkiemen gleichend hinzustellen (Garden, Camper 42, pag. 184). Ellis erklärte sogar (54) die Kiemen selbst für geteilte Kiemendeckel (54) und die Kiemenplatten für Kiemen — infolgedessen wurde z. B. Siren zeitweise den Aalen zugerechnet (42, pag. 172), bis Cuvier, auf die Gefässverzweigung sich stützend, ihre Homologie mit den äusseren Kiemen der Amphibienlarven nachwies (42, pag. 192 u. 196, cf. auch 166).

Man hat lange, meist — wie wir sahen, mit Unrecht — den Axolotl als ihrer Vertreter nehmend, über die systematische Stellung der Ichthyoden gestritten, hat, sie für Larvenstadien erklärend, sich lebhaft bemüht, die zugehörigen erwachsenen Tiere zu finden, und da man sie nicht fand, sie wenigstens postuliert. So hat Cope früher behauptet, dass Menobranchus nur die Larvenform von Batrachoseps sei (141, pag. 5), doch hat er diese Vermutung in seinem Batrachia of North-America nicht wieder vorgebracht.

Über einen 13 Jahre lang gefangen gehaltenen Proteus berichtete Ehrenberg in der Berliner Gesellschaft naturforschender Freunde (53) und konstatierte eine regelmässig fortschreitende, geringe, aber deutliche Verkleinerung der Kiemenbüschel, ja v. Schreibers und Leuckart (112, pag. 91) und weiterhin Frl. von Chauvin (34, pag. 357) haben ihm ein Landleben aufgezwungen, wobei die Lungen eine beträchtliche Vergrösserung aufwiesen (110, pag. 262), aber ein Verschwinden der Kiemen oder

auch nur eine Reduktion auf blosse Stummel oder gar einen Verschluss der Kiemenspalten hat nie jemand beobachtet[1]).

Ebenso hat Siren lacertina, die z. B. Pallas (137, pag. 438) ohne weiteres für eine Larve erklärte, sich trotz der guten Ausbildung ihrer Lunge (cf. 202) bisher noch nie in ein Lungentier umgewandelt.

So scheint es denn, dass die Ichthyoden weder in ihren natürlichen Lebensverhältnissen, noch unter den denkbar günstigsten, experimentell gesetzten äusseren Verhältnissen ihre Kiemen verlieren, dass sie also obligatorische Perennibranchiaten sind. Damit soll natürlich die heute wohl allgemein vorhandene Ansicht[2]) (cf. Boas 16, pag. 563) nicht bestritten werden, dass sie nur fixierte, vielfach sekundär veränderte und insbesondere auch in Bezug auf die Kiemen weiterentwickelte Larvenstadien mit konstanter Verlegung der Geschlechtsreife in das Larvenleben und Verlust der entwickelten Form darstellen — ein Zustand, zu dem uns die fakultativen Perennibranchiaten schon verschiedene Übergangsstufen gezeigt haben. Gemeinsam ist den Perennibranchiaten eine — nur vom Axolotl annähernd erreichte — Grösse und Ausbildung der Kiemen, eine Reduktion der Zahl der Kiemenspalten und, worauf bereits Rusconi (166, pag. 5) und Stannius (185 b, pag. 189) aufmerksam gemacht haben, ein dicker, plumper Kiemendeckel, gegenüber dem dünnen oder wenigstens in eine dünne Membran auslaufenden der Salamandriden und auch der Axolotl, soweit sie nicht

1) Ich bemerke, dass man diese Umwandlungsversuche bisher stets mit älteren Tieren vorgenommen hat. Am geeignetsten wären zweifellos Tiere in der letzten Hälfte des ersten Lebensjahres, deren Lungen besser entwickelt sind (110, pag. 264 Anm.), und deren Lebensalter der wahrscheinlichen Umwandlungszeit der Vorfahren dieser Tiere ungefähr entspräche (confer: Axolotl).

2) Die ersten, die diese Ansicht aussprachen, waren wohl Cuvier, der 1806 Siren als „une larve permanente“ (166, pag. 34) und Leukart, der den Proteus als „konstante Hemmungsbildung“ bezeichnete (110, pag. 262), während gleichzeitig Rusconi und Cuvier die vielfachen Übereinstimmungen mit den Larven der Salamander nachwiesen.

perennibranchiat sind (s. o.). Wie schon beim Axolotl, so finden wir auch hier ontogenetisch ein früheres Auftreten des Kiemenkörpers, sowie ein Übergreifen der Kiemen auf die Scheidewände der Kiemenspalten. Diese Scheidewände stellen sich im übrigen auch hier, wenn sie zwei Kiemenspalten begrenzen, als wohlentwickelte, glatte, membranöse Kiemenplatten dar.

Menobranchus lateralis (= Necturus maculatus Cope) (Fig. 25).

Im voraus will ich bemerken, dass alle mir vorliegenden Exemplare von Menobranchus zwei Kiemenspalten jederseits haben. Dasselbe konstatieren auch Boas (17, pag. 79) und Cope (40, pag. 25 und 28), während Claus (35, pag. 897 und 36, pag. 663), Hertwig (80) und Bronn-Hoffmann (27, pag. 675), jederseits vier finden. Die beiden Kiemenspalten entsprechen den beiden mittleren der Salamanderlarven. Die Kiemen gehören hier, wie überall, den drei ersten Visceralbogen zu. Der Ansatz der ersten Kieme greift noch auf die obere Hälfte der vorderen Begrenzung der ersten Kiemenspalte über, der Ansatz der zweiten auf das obere Drittel der freien Kiemenplatte, während der Ansatz der dritten sich direkt an die hintere Begrenzung der zweiten Kiemenspalte anschliesst.

Die vorderste Kieme ist die kleinste, 8—10 mm lang, die beiden hinteren 10—12 mm — bei Exemplaren von 25 cm Länge.

Die Kiemen stellen gewissermassen Hälften von sehr breiten und kurzen Federn dar. Ihr an der Basis 4—5 mm breiter, nach der Spitze zu sich rasch verschmälernder, gänzlich ungeteilter Halbschaft zeigt einen dünnen, geraden, bis schwach konkaven oberen und einen ca. 2 mm dicken, beinahe halbkreisförmig konvexen unteren Rand. Auf dem Kiemenkörper sieht man ein ziemlich dichtes Pigmentnetz.

Der untere Rand, sowie die benachbarten Partien der Vorder- und Hinterseite sind dicht mit vielfach gewundenen, Wollfäden

ähnlichen Anhängen besetzt. Dieselben sind an der Basis des Kiemenschaftes am längsten — 6—7 mm lang — und werden nach der Spitze zu kürzer, bis zu 2 mm. Die einzelnen Fädchen sind platt, annähernd 1/2 mm breit, 0.1 dick, an den Enden abgerundet. Auch die Kiemenfäden sind stark pigmentiert — an den Enden weniger oder gar nicht.

Die Dichtigkeit des Fädchenbesatzes ist an der vorderen Kieme am geringsten. Die Kiemenfäden greifen bei der vordersten Kieme mehr auf die Vorderfläche, bei der hintersten mehr auf die Hinterfläche über, während sie sich an der mittleren gleichmässig auf beide Flächen erstrecken.

Es ist unschwer, diese Form der Kiemen auf Typus I der Tritonkieme zurückzuführen — nur die enorme Vermehrung der Kiemenfäden, ihr eigentümlich wolliges Aussehen und die Ausdehnung ihres Ansatzgebietes bewirkt den auffallenden Unterschied im Aussehen.

Der Kiemenkörper besitzt an der Spitze ein mehrschichtiges Epithel von platten bis langgestreckten Zellen; mehr am Ursprung eine dünnere Schicht platter Zellen und darunter eine Schicht grosser, monoacinöser Drüsen; unter dem Epithel eine dicke, aus zellarmem Bindegewebe bestehende Grenzlamelle. Die Anordnung und Zahl der Gefässe, Muskeln, Nerven ist wie beim Axolotl. Das sehr zellreiche Bindegewebe zeigt viele elastische Fasern. Das gelbbraune Pigment liegt nicht um die Gefässe herum, sondern unter dem Epithel.

Die Kiemenfäden wie bei Axolotl.

Von Necturus punctatus meldet uns Cope (40, pag. 28), dass die Kiemenkörper länger und zugespitzter seien, doch sei dieser Unterschied kein konstanter. Nach seinen Abbildungen (pag. 27, meine Fig. 26.) scheinen auch die Kiemenfäden kürzer und weniger zahlreich zu sein als bei Necturus maculatus.

Proteus anguinus. (Fig. 27.)

Beim Proteus, der — mit allgemeiner Zustimmung — zwei Kiemenspalten besitzt, sitzen die Kiemen am oberen Ende der drei ersten Kiemenbogen und greifen wenigstens mit einzelnen Fäden oder Papillen auf die Begrenzungen der Kiemenspalten über. Aus Wiedersheims Abbildungen (205, Fig. 6 und 7) ersehe ich, dass auch beim Proteus der Kiemenkörper, wie beim Axolotl, früher auftritt als bei den übrigen Salamandriden — eine wohl auch den übrigen Ichthyoden zukommende Eigentümlichkeit.

Von allen bisher besprochenen Kiemen unterscheidet sich die Kieme von Proteus dadurch, dass ihr Körper nicht einfach, sondern verzweigt ist — und zwar entweder die beiden unteren Kanten, wenn der Kiemenkörper mehr keilförmig, oder die obere und die untere, wenn er mehr platt ist, was namentlich bei den hintersten Kiemen fast stets der Fall ist — in der Regel nur einfach verzweigt, manchmal jedoch doppelt, also Äste, seltener auch Zweige besitzt. Die Verzweigungen beginnen einige mm vom Ursprung entfernt, wechseln jedoch in ihrer Zahl, mehr noch in ihren Grössenverhältnissen zum Hauptstamm, meist sind sie beträchtlich dünner, schmaler als der ziemlich dünne Kiemenkörper, der übrigens eine nach oben konkave Krümmung zeigt. Die Zahl der Äste steigt, wie ich aus Abbildungen ersehe (z. B. 166, pl. I), vielfach auf 8—10, doch ist die untere Kante bevorzugt. Es sind bei meinen sämtlichen Exemplaren — sie sind alle ungefähr 20 cm lang — die vordersten Kiemen die kleinsten, 4 mm lang; die beiden hinteren — untereinander an Grösse wechselnd — 6—7 mm; Stannius fand die hintersten am kürzesten (185 b, pag. 199), während Schreibers Angaben darüber (175) mit meinen übereinstimmen.

Die Kiemenfäden sitzen sowohl am Stamme wie an den Ästen und Zweigen an der ganzen unteren, inneren Fläche so-

wie an den Kanten. Sie sind an der Basis des Kiemenkörpers circa 2 mm lang und werden nach der Peripherie hin kürzer bis zu 1 mm. Sie sind platt, einem stiellosen, breit sich ansetzenden, gegen das Ende hin sich etwas verbreiternden, abgerundet endenden Blatte gleich, (Rusconi nennt sie birnenförmig 163, pag. 76), $^1/_3$—$^1/_2$ so breit als lang. Die Blätter sitzen in dichten, unregelmässigen Reihen und kehren in der Richtung von vorn nach hinten einander im allgemeinen die Flächen zu, so dass ein Bild wie von einer grossen Anzahl hinter einander gelegter Fächer entsteht. Die ganze Kieme ist pigmentarm — nur hie und da zeigen sich an den Rändern der grösseren Zweige sowie der Endblätter dunkle Flecke.

Der Kiemenkörper besitzt ein dickes Epithel, aussen mehr platt, dann cylindrisch, das weder Leydigsche Zellen noch Drüsen besitzt. Die Grenzlamelle besteht fast ganz aus elastischem Gewebe, darunter befindet sich reichliches Pigment.

Der noch ungeteilte Kiemenkörper besitzt zwei grosse Arterien und daneben 6—8 Venen. Sowohl vor wie nach der Teilung ist der Kiemenkörper fast ganz von den Gefässen erfüllt, daneben besteht nur wenig ziemlich zellreiches Bindegewebe mit elastischen Fasern. Einen Knorpel, den Leydig (114, pag. 381) darin gefunden zu haben glaubte, oder gar einen Knochen, wie ihn Steinheim erwähnt (187, pag. 24), habe ich, wie auch schon Fischer (57, pag. 17), nie gesehen.

Die Muskeln zeigen nur an der Basis des Kiemenkörpers eine beträchtlichere Entwickelung, verjüngen sich bald und sind nur als dünne Bündel eine ganz kurze Strecke weit in die drei Arme hinein zu verfolgen. Neben den Muskeln finden wir eine Anzahl kleiner Nervenstämme.

Die Kiemenfäden zeigen zwischen den beiden Randgefässen zahlreiche Kapillaren und wenig Bindegewebe. Wenn Bronn-C. Hoffmann (27, pag. 572) schreibt: „Die Bildung kapillarer

Netze kommt in den Kiemenblättchen nicht vor", so trifft das also wenigstens für die voll entwickelte Kieme nicht zu. Die Kieme ist aus der Tritonkieme, Typus II, durch Zerteilung hauptsächlich der unteren Kante des Kiemenkörpers und Vermehrung der Kiemenfäden entstanden zu denken.

Bei seinen sieben Proteusarten will Fitzinger auch konstante Verschiedenheiten der Kiemen gefunden haben, die aber wenig prägnant sind: verschiedene Länge des ungeteilten Kiemenkörpers, verschieden weit gehende Verästelung etc. (99, pag. 272 und 273. Einige Abbildg. s. 22. Pl. II. Figg. 5–7).

Wir haben schon oben gesehen, dass die Versuche, den Proteus durch Gewöhnung an ein Landleben zum Verlust der Kiemen und zur Annahme des „vollkommenen Zustandes" zu zwingen, erfolglos geblieben sind. Dagegen ist es Fräulein von Chauvin dadurch, dass sie einen Proteus sechs Monate lang in gekochtem, d. h. gasfreiem oder wenigstens gasarmem Wasser hielt, gelungen, den Kiemen die Wasseratmung abzugewöhnen, und als das Tier dann freiwillig ans Land ging, gewannen die Kiemen ihre frühere rote Farbe wieder — schienen sich also der Luftatmung anzupassen (34). Übrigens behaupten auch die Krainer Grottenführer, dass der Proteus gelegentlich an Land gehe (174, pag. 13).

Siren lacertina.

Man sollte denken, dass dieser grösste Ichthyode — Siren lacertina wird bis zu 80 cm lang – auch die grössten Kiemen haben müsse, findet sich aber regelmässig enttäuscht, denn die bestentwickelten Sirenkiemen erreichen an Länge kaum die Menobranchuskiemen und stehen ihnen an Zahl der Kiemenfäden entschieden nach; und die schlechtest entwickelten sind beträchtlich kleiner und zeigen nur eine geringe Anzahl dieser Anhänge.

Die Kiemen nehmen an Grösse von vorn nach hinten zu bis zu 2 cm, ihr Ansatz und das Übergreifen auf die Kiemen-

platten ist hier wie bei Proteus — mit den Unterschieden natürlich, die das Vorhandensein dreier Kiemenspalten mit sich bringt.

I. (Fig. 28.) Bei einer gut ausgebildeten Kieme ist der Kiemenkörper stets doppelt verzweigt und zwar in der Weise, dass sich an die beiden unteren Kanten des eine plumpe dreikantige Pyramide darstellenden Kiemenkörpers 6—8 lange Äste, anfangs kurz, in der Mitte länger, am Ende meist wieder kürzer, ansetzen, die dann ihrerseits eine Anzahl kürzerer Zweige treiben. Die Kiemenfäden sind fadenförmig und setzen sich unregelmässig und wenig zahlreich an Stämmen, Ästen und Zweigen an. Oft ist der Kiemenkörper der letzten Kieme mehr platt, so dass die Verzweigungen nach oben gerichtet sind.

II. (Fig. 29.) An einem anderen etwas kleineren Exemplare finde ich die Kiemen als kurze, dicke, fleischige, annähernd dreikantige Prominenzen von 6—8 mm Länge, deren beide untere Kanten plumpe, lappige, meist einheitliche, manchmal noch etwas gespaltene Fortsätze zeigen. Diese Papillen und die dazwischen liegende Fläche, die nur ausnahmsweise noch eine solche papillenförmige Prominenz zeigt, sind wenig dicht mit feinen, braunen, gewundenen und in einander geschlungenen kurzen, unverzweigten Fädchen besetzt.

Die Reduktion der Kiemen scheint noch weiter zu gehen; denn Cope fand (38, pag. 1227 und 40, pag. 224), dass bei jungen Tieren die äusseren Kiemen von der Haut ganz und gar überzogen und auf diese Weise funktionslos werden. Hernach treten sie in einem älteren Stadium wieder in Funktion. Er hält deshalb dafür, dass die Vorfahren von Siren Landbewohner gewesen wären wie die Salamandriden, dass sie aber später wiederum ein Leben im Wasser annahmen, und von neuem ihre Kiemen als Atmungsorgane zu benutzen anfingen.

Doch scheinen alle diese Verhältnisse wenig klar und sicher gestellt — vielleicht meint der Verfasser mit den überhäuteten

Kiemen nur die zuletzt beschriebene Form, was mir durch die Abbildungen von Ellis (54) — dessen junges Tier meine Kiemenform II, dessen altes die Form I zeigt — bestätigt zu werden scheint.

Auch lebt Siren, wie schon Ellis (54) berichtet, gar nicht im Wasser, sondern im Schlamm der Moräste und Sumpfufer, so dass vielleicht auch hier die Kiemen Luftatmungsorgane geworden sind.

Dass die Kiemenatmung nicht Existenzbedingung für das Tier ist, beweist jedenfalls der Umstand, dass einmal eine Siren lacertina zwei Monate lang ohne Kiemen existierte (40, pag. 228). Die Haut-, Schlund- und Lungenatmung führen ihm genug Sauerstoff zu.

Zur mikroskopischen Untersuchung stehen mir nur Kiemen der zweiten Form zur Verfügung: die Verhältnisse sind, abgesehen von der schon makroskopisch konstatierten geringen Zahl und Ausbildung der Kiemenfäden, ganz analog den bisher beschriebenen Kiemen, nur zeigt der Kiemenkörper eine viel beträchtlichere Ausbildung des Bindegewebes, die für diese Form der Kiemen charakteristisch sein dürfte.

Pseudobranchus striatus. (Fig. 30.)
(Siren striata.)

Dieser nahe Verwandte der Siren lacertina, der sich aber durch den Besitz von drei Zehen und nur einer, zwischen dem zweiten und dritten Visceralbogen gelegenen Kiemenspalte von ihr unterscheidet, hat Kiemen, die der oben beschriebenen zweiten Form der Sirenkieme noch an Ausbildung nachstehen. Der allgemeine Habitus ist derselbe, aber es zeigt nach Copes Schilderung und Zeichnung (40, pag. 230 f.) nur die Aussenkante der unteren Fläche Fortsätze resp. Einkerbungen. Die gleiche zeitweise Überwachsung und Funktionslosigkeit, wie bei Siren lacertina, soll nach Cope auch hier statthaben (40, pag. 224).

2. Anura.

Die äusseren Kiemen der Anuren fanden zuerst Beachtung, als man, aus Anlass der Streitigkeiten über die Entwickelung der Tiere, begann, die Befruchtung und Weiterentwickelung eines Eies genau zu verfolgen. Die ersten, die dies beim Frosche und zwar gleich mit bewunderungswürdiger Gründlichkeit und Einsicht in die Bedeutung der Vorgänge thaten, waren Swammerdam (189 vol. II, pag. 815, Tab. 48, Fig. 12) und Rösel (160), die dabei natürlich auch die äusseren Kiemen bemerkten. Doch nahm Swammerdam sie für Schwimmorgane und Rösel äusserte sich über sie mehrfach recht zweifelhaft (pag. 8, 46, 77), trotzdem er sie einmal (bei Hyla pag. 58) „zum Luftholen bestimmten Röhrlein" ähnlich findet. Auch später hat sie noch Spallanzani (183) als Flossen bezeichnet, Dujardin und Pontallié (152, pag. 248) haben sie als Schwimmorgane aufgefasst — weiterhin finden wir noch recht vielfache Verwechselungen mit den inneren Kiemen, falsche Vorstellungen über die Verwandlung der einen in die andern (z. B. 50, pag. 238) — im allgemeinen war man bei Beginn dieses Jahrhunderts über ihre Bedeutung klar (Steinheim (1820, 187, pag. 18) erwähnt bereits als etwas allbekanntes, dass sie Respirationswerkzeuge seien) und grenzte sie auch scharf gegen die inneren Kiemen ab (cf. 152, pag. 249 und 200). Aber nur wenige haben es unternommen, die Entwickelung der verschiedenen Batrachier vom Ei an zu verfolgen: nur bei Leydig (118) und Héron-Royer (75—78) finden wir einige uns interessierende Bemerkungen, und bei Arten, deren Brutpflege auffiel, hat man wohl auch den kiementragenden Jungen einige Aufmerksamkeit geschenkt (Alytes, Nototrema), so dass unsere Kenntnis der äusseren Kiemen der Anuren noch heute eine wenig umfassende ist. Die Neotenielitteratur hat dazu keine Beiträge geliefert; die Neotenie bezieht sich nur auf das Monate dauernde Stadium innerer Kiemen, nicht auf das höchstens wenige Tage dauernde der äusseren.

Wegen der kurzen Zeit des Bestandes dieser Organe sind auch manche Beobachtungen über Entwickelung von Fröschen nicht einwandsfrei — ein Ausflug, eine Reise hat die Beobachtung unterbrochen: wir dürfen dann ein „konstatiertes“ Fehlen der äusseren Kiemen nicht für bewiesen halten.

Rana temporaria. (Fig. 31.)

Unser brauner Grasfrosch mag uns als Paradigma für die Anurengruppe dienen. Er verdient diese Repräsentantenstellung, hat er doch passiv auch für die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte unendlich viel geleistet; er ist daher auch am besten bekannt.

Die erste Anlage der äusseren Kiemen zeigt sich, wenn auch nicht vor Durchbruch der Kiemenspalten (K. E. v. Baer, 4, pag. 225) so doch, bevor ihre Ränder auseinander klaffen (Maurer, 122, pag. 33) und zwar, wie zuerst Naue (132) hervorgehoben, nicht in Form eines einfachen Wulstes, aus dem durch Dreiteilung drei Kiemen sich bildeten (K. E. v. Baer und viele spätere z. B. Huschke 88, pag. 616), sondern es erscheint zuerst als buckelige Hervorwölbung die Anlage der ersten Kieme, einen Tag später, wenn diese schon gewachsen, die Anlage der zweiten und dann die der dritten.

Durch Ramifikation nach unten und innen hin — nie nach zwei entgegengesetzten Richtungen! — erhält die Kieme ihre charakteristische Geweihform. Die beiden ersten Kiemen erhalten allmählich 6, 8, ja 12 in der überwiegenden Mehrzahl nach hinten und unten gerichtete Äste, nur einer oder zwei sind nach hinten und etwas nach oben gerichtet, doch entspringen auch diese nicht von der oberen Kante, sondern mehr von hinten unten. Die hinterste Kieme bleibt gewöhnlich unverzweigt, kolbenförmig, doch gabelt sie sich gelegentlich. Niemals treiben die Äste ihrerseits wieder Fortsätze — es bleibt auch bei den entwickeltsten Kiemen bei dieser einfachen Verzweigung. Die

beiden ersten Kiemen sind bei 10 mm langen Larven 1—2 mm lang, die letzte ist kaum 1/3 so lang. Auch nach Durchbruch der Kiemenspalten stehen die Kiemen über diesen, nicht auf der Mitte der Kiemenbogen, wie sie Ecker zeichnet (52).

Die Basis jeder Kieme ist etwas verbreitert und mit der der benachbarten Kieme etwas verwachsen, so dass die Kiemen später auf einem gemeinsamen Wulste zu stehen scheinen. Jede folgende Kieme steht auch etwas mehr dorsal als die vorhergehende. Abgesehen von der basalen Verbreiterung ist der Stamm der Kieme nur unwesentlich stärker als die Äste. Die Äste sind wenig oder gar nicht abgeplattet, in ihrer ganzen Länge gleich dick, nur gegen das abgerundete Ende zu hie und da kolbig aufgetrieben. Die Farbe der Kieme ist dunkel braunschwarz, wie die des Gesamtkörpers des Tieres.

Nachdem die Kiemen so einige Tage lang bestanden haben, verkleinern sie sich etwas, während der Kiemendeckel langsam nach hinten wächst, schauen noch eine Zeit lang aus der engen Spalte zwischen Körper und Kiemendeckel heraus und werden erst rechts, 1—2 Tage später auch links, vom Kiemendeckel überwachsen. Im Inneren des Kiemensackes bilden sie noch kurze Zeit eine formlose Masse, dann verschwinden sie spurlos durch Resorption. Für die Zeit der Existenz der inneren Kiemen bleibt beim Frosch ein Kiemenloch (Spirakulum) links. Dieses Kiemenloch liegt bei Rana wie bei den meisten Anuren links (Laevogyriniden), bei Alytes, Bombinator, Discoglossus in der Mitte (Mediogyriniden), bei Pipa und Dactylethra existieren zwei symmetrische (Amphigyriniden) (cf. 20). Die Stellung des Kiemenloches ist namentlich von Lataste als systematisches Unterscheidungsmerkmal der Larven mit inneren Kiemen verwertet worden.

Bei mikroskopischer Betrachtung eines frischen Kiemenfadens sieht man ihn von einer grossen Anzahl von Büscheln von Flimmerhaaren, die auf etwas prominenten Zellen stehen, be-

kleidet. Leydig (116, pag. 113) sah ausser den Büscheln noch andere, äusserst feine Flimmerhaare — ich habe sie auch mit Immersion nicht sehen können. Das ziemlich dicke Epithel scheint mir aus einer Schicht kubischer Zellen zu bestehen, die Beurteilung ist durch die sehr starke Pigmentierung sehr erschwert. Im Inneren sehen wir einen feinen, aus gallertigem Bindegewebe bestehenden Achsenstrahl; zwischen ihm und dem Epithel die Schlinge eines ziemlich weiten Gefässes. Der Kiemenstamm zeigt nur etwas weitere Gefässe, sein ebenfalls mit Flimmerhaaren versehenes Epithel ist nicht dicker als das der Kiemenfäden.

Ebenso wie bei den Urodelenkiemen liegt stets das arterielle Gefäss ventral, das venöse dorsal. Betreffs des Verhaltens der primären Gefässe des Visceralbogens bestehen einige Differenzen: ich verweise in dieser Hinsicht auf die eingehenden Monographien von Maurer (122), Marshal und Bles (119). Wichtig ist für uns nur, dass auch die Gefässverhältnisse „ein Stadium“ zeigen, „wo die äusseren Kiemen der Anurenlarven übereinstimmen mit den äusseren Kiemen der Urodelen“ (122, pag. 12), wie wir ja auch in der Ontogenese der Urodelenkieme ein der Anurenkieme ähnliches Stadium wiederfanden. Es ist somit die Homologie dieser Organe vollkommen bewiesen. Manchen Autoren z. B. Pontallié (152, pag. 248) scheint gegen diese Annahme hauptsächlich die Grössendifferenz gesprochen zu haben. Ich glaube, es ist nicht gewagt, zu behaupten, dass die Oberfläche einer Froschkieme im Verhältnis zum Volumen der Larve mindestens eben so gross ist, wie die respiratorische Oberfläche der Tritonkieme im Verhältnis zum Volumen der Tritonlarve.

Ausser diesen dorsalen äusseren Kiemen bestehen nach Goette (63, pag. 677) bei Bombinator igneus und damit wohl seiner Meinung nach bei allen Anuren noch mediale Aussenkiemen, die, wie es scheint, nur Huschke (88, pag. 619) und vielleicht auch K. E. v. Baer (4, pag. 127) ausser ihm bisher

gesehen haben. Er berichtet wörtlich folgendes: „Nachdem die Kiemendeckel vollendet, beginnen die in dem engen Kiemensacke eingeschlossenen Kiemenfransen zu atrophieren; dafür wachsen aber an den bis dahin freien, medialen Abschnitten der Kiemenspaltränder neue und zwar verzweigte Kiemenfransen nach aussen hervor, welche kürzer als die ersten sind, aber dichter und nach Ausdehnung der ganzen Spalten in längeren Reihen stehen. Da jeder Rand eine Kiemenreihe trägt, so besitzen der erste und vierte Kiemenbogen je eine, der zweite und dritte zwei Reihen. Ich bezeichne diese neuen Kiemen zum Unterschiede von den ersten, am lateralen oder oberen Ende jedes Kiemenbogens entspringenden als die medialen; diese beiden Gruppen sind aber nach ihrem Ursprunge an der von der Oberhaut überzogenen Aussenseite der Kiemenbögen durchaus gleichwertige Bildungen und können daher ohne Rücksicht darauf, ob sie vom Kiemendeckel stets verdeckt werden oder nicht, um so mehr gleicherweise Aussenkiemen genannt werden, als die Anurenlarven noch eine ganz andere Art von Kiemen besitzen, welche weder an der Aussenseite des Körpers entstehen, noch an dieselbe hervortreten. Diese Innenkiemen entwickeln sich nämlich an den einander zugekehrten, vom Darmblatte überzogenen Flächen einiger Schlundfalten.“ Ich habe den letzten Satz mit aufgenommen, um zu zeigen, dass Maurer (122, pag. 33) sich im Irrtum befindet, wenn er behauptet, Goette habe die inneren Anurenkiemen als ektodermale aufgefasst.

Auch mir ist es trotz mehrfacher, lebhafter Bemühungen nicht gelungen, mir diese Gebilde makroskopisch oder mikroskopisch zur Anschauung zu bringen — vielleicht existieren sie ebenfalls nur kurze Zeit und ich habe nicht die richtigen Entwickelungsstadien benutzt. Wenn Goettes Beschreibung zutrifft, so handelt es sich um Differenzierungsprodukte der Kiemenplatten, völlig homolog denen, die wir bei den Urodelen — am ausgeprägtesten bei den Ichthyoden — kennen gelernt haben.

Rana esculenta.

Leider ist es mir nicht gelungen, Laich von Rana esculenta zu finden — ich muss mich daher darauf beschränken, die litterarischen Angaben über die Kiemen mitzuteilen. Rösel (160) erwähnt nur (pag. 58), dass sie kürzer sind als beim Erdfrosch und weniger Äste haben. Ebenso Leydig (118, pag. 107). Rusconi giebt zwar in seinem Texte keine Zahl der Kiemen an (165), zeichnet jedoch stets nur zwei Kiemen und auch nur zwei sekundäre Kiemenarterien. Weinland (198, Nachschrift) behauptet, dass die Larve vom grünen Wasserfrosch nur zwei Kiemen habe. Jedoch geben Reichert (156) und Naue (132) die Larven beider Arten bei ihren Arbeiten benutzt haben, keinen Unterschied der Zahl der Kiemen an und Maurer (122, pag. 6 cf. auch pag. 11) hat bei Larven von Rana esculenta drei Kiemen, die dritte „noch" einfach fingerförmig, wie er bemerkt, gesehen. Jedenfalls erscheint die dritte Kieme ziemlich spät und dürfte vielleicht hie und da gänzlich fehlen. Die Kiemen sind, wie der Gesamtkörper, pigmentärmer als bei Rana temporaria.

Wenn schon die Kiemen von Rana esculenta gegenüber denen von Rana temporaria wahrscheinlich geringer entwickelt sind, so sind sie bei Rana agilis allem Anschein nach viel mehr reduziert. Héron-Royer berichtet darüber (78, pag. 686): „Rana agilis ne présente à la même place que trois à quatre petites branches, ayant un peu l'apparence de tubes ou de longs doigts blanchâtres". Hie und da seien diese Fortsätze gespalten.

Die Larven von Cystignathus ocellatus (Rana ocellata) haben nach Hensel (73, p. 124 über das Biologische cf. 74) grosse Ähnlichkeit mit denen der Rana esculenta.

Cystignathus mystaceus (= Rana mystacea Spix) (74, pag. 109) hat fahlgelbe Larven mit äusseren Kiemen und lebt wenigstens während des Larvenlebens eine Zeit lang in einem von der Mutter abgesonderten weissen zähen Schaume.

Schliesslich berichtet uns Gundlach (149, pag. 709) das Vorhandensein von Kiemen bei Cystignathus typhonius.

Chiromantis guineensis gleicht dem Cystignathus mystacinus völlig in seiner Brutpflege (147) und auch in seiner Kiemenbildung (pag. 204), die uns auch durch Boulenger (93, pag. 463) bezeugt wird.

Wahrscheinlich schliesst sich hier auch Paludicola gracilis an, für die die gleiche Art der Eiablage feststeht (73).

Die Entwickelung von Pelodytes punctatus hat Héron-Royer (75) beschrieben, ohne im Text mehr als die Existenz der Kiemen zu melden. Nach einer seiner Abbildungen (Pl. XI Fig. 17) scheinen die Larven drei ungeteilte Kiemen zu besitzen.

Während Lataste (106) nur das Verschwinden der Kiemen von Discoglossus erwähnt, vermerkt sie Héron-Royer (77) wenigstens im Text, wenn auch ohne nähere Angaben, und zeichnet sie, freilich wahrscheinlich falsch. Die Zeichnung (Taf. XIV Fig. 8) zeigt eine sechsstrahlige, fingerförmig verzweigte Kieme — es wäre dies im Anurenreich der einzige Fall einer symmetrischen Verzweigung der Kieme — ehe diese Abnormität nicht mindestens im Text ausdrücklich bezeugt wird, bin ich wohl berechtigt, einen Fehler der Zeichnung anzunehmen.

Die Larve von Pelobates fuscus hat nach Rösel zwei Paare Kiemen mit drei bis vier Ästen (160, Taf. XVIII).

Ebenso besitzt nach ihm die „blatterichte Landkröte mit roten Augen“ (Bomb. igneus) zwei kurze Stämme mit 5–6 fingerförmigen Ästen, während Goette von den Kiemen berichtet: „sie stehen büschelweise, sind am ersten Kiemenbogen am längsten und nehmen bis zum dritten an Länge ab (63, pag. 676).

Diese dritte kleinste ist von früheren Beobachtungen vielleicht auch bei anderen Larven übersehen worden.

Bei Alytes besteht nur eine Kieme und zwar am ersten posthyoidalen Kiemenbogen. Doch sieht man auch an den beiden anderen Kiemenbögen geringe Prominenzen, die man

wohl als rudimentäre Anlagen äusserer Kiemen zu deuten berechtigt ist (so auch 196, Fig. XIII). Die Kieme zeigt den Geweihtypus (Fig. 32) wie die Ranakieme, ist nicht „flächenartig ausgebreitet“, wie es Sarasin (170, pag. 31) behauptet. Aber während die Ranakieme in der Regel sieben Äste hat, hat die Alyteskieme 8—12, und diese sind noch beträchtlich länger als bei Rana und ausnahmslos nach unten gerichtet. (Die Abbildungen von Héron-Royer (76) sind, soweit sie die Kiemen betreffen, sicherlich falsch.)

Von dem Flimmerepithel meldet uns Vogt (196, pag. 61): „Die Flimmerhaare sind so ausserordentlich fein, wie ich sie noch bei keinem anderen Epithelium erblickt habe, und es hält äusserst schwer, sie anders als durch die von ihnen bewirkte Strömung zu erkennen.“ Das mikroskopische Bild unterscheidet sich dadurch wesentlich von dem der Ranakieme, dass wir hier ein ganz dünnes, plattes, einschichtiges Epithel haben — nur an der Basis ist es deutlich kubisch und zweischichtig. Auf die Deutung dieses Befundes will ich später zu sprechen kommen.

Alytes verliert seine äusseren Kiemen — nach Vogt (196) durch „brandige Abstossung“, was ich bezweifeln möchte — vor Beginn des freien Lebens im Wasser; ihre Funktion dürfte also dieselbe wie die der Ichthyophiskieme sein, wobei die Wasserresorption durch die gelegentliche Befeuchtung der Eier — nach Lataste (105) geht das Alystesmännchen mehrfach mit dem Laich ins Wasser — gesichert ist. Eine Resorption von Nährstoffen dürfte höchstens aus der das Ei umgebenden Gallerte stattfinden — eine Resorption etwaiger Sekrete des brutpflegenden Männchens ist auszuschliessen, da die Eier auch ohne das Männchen, gelegentlich befeuchtet, sich in gleicher Weise entwickeln (Lataste 105).

Bei Bufo bestehen, wie schon Spallanzani gesehen zu haben scheint (183, Taf. II Fig. 15), drei Kiemen. Die erste hat 6—9, die folgende 4—8 Äste, die dritte ist, soweit ich sehe, stets unverzweigt. Alles übrige wie bei Rana.

Über Larven von Rhinoderma Darwinii meldet uns Spengel (184, pag. 501): „Bei keiner von denjenigen, welche dem Eizustande noch am nächsten standen, habe ich Spuren von äusseren Kiemen entdecken können, worin sie den Kaulquappen von Nototrema marsupiatum gleichen in dem Augenblicke, wo diese die Rückentasche des Weibchens, in der sie bisher gelegen hatten, verlassen". Diese Bemerkung, zusammen mit dem angegebenen Längsmasse (8 mm) lässt es nicht ausgeschlossen erscheinen, dass Spengel nicht genügend junge Stadien vorgelegen haben, z. B. haben meine Larven von Rana temporaria mit 8 mm teilweise ihre Kiemen verloren, auch wäre anzunehmen, dass im Falle des Mangels äusserer Kiemen andere Bildungen deren Funktion übernommen hätten, von denen aber wiederum Spengel nichts meldet — es ist also m. E. das Fehlen äusserer Kiemen bei Rhinoderma noch nicht sicher festgestellt.

Bei Hyla arborea zeichnet Rösel (160, Tab. X, Fig. 28) jederseits einen, direkt nach hinten gerichteten ungeteilten Fortsatz: „der mehr einem zum Luftholen bestimmten Röhrlein als einem solchen gefransten Anhange gliche, dergleichen wir bei dem Wurm des Grasfrosches gesehen haben" (pag. 46). Doch wird von Weinland (198, Nachschrift) bezweifelt, dass die Kiemen keine weitere Ausbildung erfahren. Auch zeichnet Spallanzani (183, Taf. I Fig. 8) jederseits drei Fädchen, die man sowohl mit Leydig (118, pag. 98 Anm.) für ein dreifädiges Kiemenbüschel, als auch für drei ungeteilte Kiemen halten könnte. An Hinckleys Zeichnungen ist wiederum jederseits nur ein Fortsatz erkennbar, — im Text findet sich keine nähere Angabe (81). Dagegen meldet uns Héron-Royer über die beiden europäischen Hyla-Arten (78, pag. 687): „Hyla barytonus ne montre à l'endroit des branchies qu'un gros tronc large et subitement rétréci à son extrémité (Fig. VI); la longeur de ce moignon branchial équivaut au plus à une fois et demie sa largeur, prise dans la partie moyenne. Chez Hyla arborea nous trouvons à la même place deux ou trois

troncs plus longs que chez l'espèce précédente; le plus gros est généralement fourchu (Fig. VII). Gern hätte ich wenigstens diese einfachen Verhältnisse definitiv aufgeklärt, aber es ist mir nicht gelungen, Laich von Hyla zu erhalten — vielleicht entschliesst sich einmal ein Besitzer eines Laubfroschpärchens, die Kiemenentwickelung mit der Lupe zu beobachten und darüber Mitteilung zu machen.

Bei Nototrema oviferum Gthr. (= Notodelphys ovifera Weinland) sind die Kiemen (Fig. 33) der in der Rückenhaut der Mutter lebenden Larven ganz eigenartig; ich will den Bericht Weinlands (198) darüber (pag. 45 ff.) mit geringen Kürzungen hier wiedergeben: „Im Nacken des Embryo oder bei andern Exemplaren dem Rücken desselben entlang, lagen zwei zusammengefaltete Hautstücke. Man konnte sie für Fetzen der Dotterhaut halten, aber wenn man sie behutsam aufhob, fand sich, dass jedes durch zwei feine, ziemlich lange Stränge, die am Ursprung vom Kiemendeckel verdeckt waren, an den beiden ersten freien Kiemenbogen befestigt war.“ Wahrscheinlich doch, wie stets, am dorsalen Ende derselben, nicht, wie sie Weinland zeichnet, an der Mitte der freien Kiemenbogen. „Liess man nun das Ganze frei im Wasser schwimmen, dann lösten sich die beiden Hautstücke erst in etwas gefaltete Scheiben und dann in schöne, trichterförmige Hautausbreitungen auf. Diese sind zweimal so breit als hoch, ihre obere Mündung hat einen Durchmesser, der drei Viertel von dem des ganzen Eies beträgt und der die Länge ihrer Stränge noch um einige Millimeter übertrifft. Der Form nach möchte ich diese merkwürdigen Bildungen am liebsten mit einer Windenblüte vergleichen. Wir können sie Kiemenumbrellen oder auch Kiemenglocken nennen. Weitere Aufschlüsse gab das Mikroskop. Jeder der beiden ¹/₃ mm dicken Stränge ist ein Schlauch, der zwei Gefässe enthält, die in den Kiemenglocken sich verzweigen und in ein dichtes Kapillaren-

netz sich auflösen. Der Schlauch für sich besteht aus denselben, schwach konturierten, aber häufig noch mit Kernen versehenen polygonalen Zellen, welche als Epidermis zu der ganzen allgemeinen Bedeckung des Embryos gehören und welche ferner auch die Glockenhaut zusammensetzen. An jedem Schlauch verlaufen seiner ganzen Länge nach breite Streifen quergestreifter Muskelprimitivbündel. Dieselben liegen konstant in der Mittellinie des Stranges, das heisst da, wo die beiden im Innern verlaufenden Gefässe sich mit ihren Wandungen berühren. Gegen die Glocken hin werden sie seltener und, wo die Stränge in die Glocken sich einsenken, hören sie auf, nach unten aber verlieren sie sich erst in die Haut des Kiemenbogens und tragen noch bei zu der breiten Basis, mit welcher der Strang auf jenem sich ansetzt." Durch den Besitz von eigenen, in die Hautausstülpung herein sich erstreckenden Muskeln unterscheiden sich diese Kiemen von allen übrigen Anurenkiemen und schliessen sich hierin der Organisationsstufe der Salamandroidenkieme an, indem der Stil dem Kiemenkörper und die Glocke den Kiemenfäden morphologisch und physiologisch entspricht. „Wahrscheinlich steht diese Form in Beziehung zu der eigentümlichen ersten Wohnung des Embryo oder auch noch der ausgeschlüpften Quappe in der Rückenhaut der Mutter." „In einer Hinsicht haben wir in diesen Glocken jedenfalls einen bedeutenden morphologischen Unterschied von allen bis jetzt bekannten inneren und äusseren Kiemen. Dieser besteht darin, dass hier Verzweigungen von zwei verschiedenen Kiemenbögen verbunden werden und unter einander anastomosieren." Diese Erscheinung steht heute weniger isoliert da: wir fanden, dass bei Salamandra atra die Kiemen einer Seite eine Strecke weit mit einander verwachsen, ja sahen die lappenförmige Typhlonecteskieme mit der der andern Seite verwachsen — ganz abgesehen von der Möglichkeit, dass letztere Kieme durch Verwachsung der Kiemenausstülpungen mehrerer Kiemenbogen einer Seite entstanden wäre.

Weinland bemerkt noch, dass er von Flimmerepithel an seinen Weingeistexemplaren nichts habe entdecken können.

Immerhin mag diese Kieme, analog der Alyteskieme, während der Entwickelung im Ei als Respirations- und vielleicht auch Nutritionsorgan dienen — verständlich aber wird uns m. E. die eigentümliche Form und der aktive Bewegungsapparat der Kieme nur, wenn wir annehmen, dass das Tier noch im Rückensack der Mutter als von den Eihüllen befreite Larve existierend, diese Kiemen zur Wasseratmung benutzt — was bisher über die Lebensweise des Tieres bekannt ist, setzt dieser Annahme kein Hindernis entgegen. Aus derselben ergäbe sich ohne weiteres die Notwendigkeit eines längeren Stieles. Die prinzipiell für die äusseren Kiemen zweckmässigste Büschelform wäre dann wohl zu wenig formbeständig und resistent gewesen und dann bot ein Organ von der ungefähren Form einer hohlen Halbkugel bei denkbar geringstem Stoffverbrauch und Umfang die denkbar grösste Oberfläche bei allseitiger Zugänglichkeit für das Wasser. Der Muskel diente vielleicht zum gänzlichen Einziehen des Organs, z. B. bei Ortsveränderung der Mutter. Geringere Kontraktionen und Erschlaffungen desselben — bei ersteren würde zugleich die Öffnung des Trichters sich verkleinert haben und umgekehrt — mochten den Wasserwechsel befördern.

Auch diese Kiemen werden übrigens später durch innere Kiemen ersetzt.

Weinland fügt noch hinzu: „Es ist zu vermuten, dass die Embryonalentwickelung von Hyla marsupiata Dum. Bibr. (= Nototrema marsupiatum) der von Notodelphys ähnlich ist. Boulenger (21, pag. 417) meldet, dass das Junge schon in Form einer Kaulquappe die Tasche verlässt, was ja ein ähnliches Verhalten der Kiemen nicht ausschliessen würde, während Nototrema testudineum Esp. ebenso wie Nototrema oviferum seine Metamorphose vollständig in der mütterlichen Bruttasche durchmacht.

Bei Hylodes martinicencis scheint wirklich eine sehr beträchtliche Reduktion des Apparates der äusseren Kiemen vorzuliegen -- freilich dürfte nicht jeder geneigt sein, die Bedeutung dieser Thatsache so hoch anzuschlagen wie Peters (149) und sein Schüler Selenka, der die frühzeitige Reduktion der Vorniere damit in Zusammenhang bringt (179). Bavay berichtet (10), dass man am vierten Tage die erste Anlage einer Kieme jederseits unterscheiden könne; am fünften Tage sei das Blut gefärbt, die Kiemen daher ziemlich gut sichtbar: sie bieten die Form einer einfachen Gefässschlinge (anse vasculaire) dar; am sechsten Tage sind sie auf dem Höhepunkt ihrer Färbung und am siebenten Tage sind sie verschwunden, ein roter Fleck nimmt ihre Stelle ein. Am neunten Tage ist jede Spur von Kiemen und Schwanz verschwunden und am zehnten oder elften verlässt das Tier — vierfüssig — das Ei. Die Funktion der Kiemen mag ja immerhin kaum in Betracht kommen und bald von dem mächtigen Schwanze übernommen werden, aber ihre Existenz ist doch nicht zu bezweifeln, und es ist wohl kaum mehr ein ganz vorurteilsfreier Skeptizismus, wenn Peters (149, pag. 914) es für wünschenswert erklärt „festzustellen, ob der Gefässbogen zu jeder Seite des Herzens wirklich als eine Kieme oder nur als der bleibende Aortenbogen zu betrachten ist.“

Bei Phyllomedusa Iheringii bezeugt uns Boulenger Kiemenbildung (93, pag. 463) ohne nähere Angaben.

Die bisher beobachteten Exemplare von Larven von Dendrobates (182, pag. 311) hatten das Stadium äusserer Kiemen bereits überschritten.

Aglossa. Die früheren Veröffentlichungen über Larven von Dactylethra beziehen sich alle auf spätere Stadien (139, Taf. 56, Fig. 1—3. 65, pag. 315. 213, pag. 155). Dagegen hat vor wenigen Jahren Leslie (108) die Entwickelung vom Ei an beobachtet und meldet: „The fishlike larva does not acquire any external gills, but opercular folds are distinctly visible and

water taken in by the mouth is expelled by these branchial clefts." Die hier beschriebene Atmungsweise findet sich sonst erst nach Bedeckung der äusseren Kiemen durch die Opercula, die Leslie wohl mit seinen „opercular folds" meint. Die „branchial clefts" waren wahrscheinlich die beiden Spiracula, so scheint mir, zumal Leslie durch seinen Bericht nicht den Beweis liefert, dass er die vorhergehenden Stadien genau beobachtet hat, auch hier das Fehlen äusserer Kiemen noch nicht nachgewiesen[1]).

Dass bei Pipa americana, dem Beuteltiere der Amphibien, wie es Leuckart nennt, die respiratorischen und wohl auch die nutritorischen Funktionen während des Embryonallebens hauptsächlich dem Schwanze zukommen, dessen Grösse schon Blumenbach und dann Camper (30) auffiel, ist neuerdings von Peters (149) und den Sarasins (170, pag. 33) mit Recht hervorgehoben worden. Dass der Embryo aber keine, gar keine äusseren Kiemen besitze, ist dabei zwar ad majorem caudae gloriam vielfach behauptet worden (z. B. 149, pag. 713, und 179, pag. 123, cf auch 208, pag. 491), jedoch nicht nur unbewiesen, es geht vielmehr das Gegenteil aus der Veröffentlichung Wymans (212) über die Entwickelung von Pipa klar hervor. Er sagt wörtlich, pag. 370: „In all the earliers specimens three branchial appendages were visible on each side of the head" und zeichnet sie (Fig. 2, meine Fig. 34) als drei ungeteilte Fortsätze an gewöhnlicher Stelle. Auch die neuerliche Mitteilung von Wilder (208) spricht sich, gestützt auf die Untersuchung etwas älterer Embryonen, für die Richtigkeit dieser Beobachtung aus.

Bei Rana opisthodon, die durch Falten der Abdominalhaut zu atmen scheint, bemerkte Guppy (23, pag. 51): „on the sides of the body small tufts of what seemed to be branchiae" — jedoch hat Boulenger an den an ihn übersandten Exemplaren nichts davon gesehen.

---

1) cf. Nachtrag pag. 144.

Wir haben bei den Anuren die Kiemen entweder als einfache unverzweigte oder als nach einer Seite eines kaum stärkeren, jedenfalls bei den typischen Kiemen nie eigene Muskeln enthaltenden Hauptstrahles verzweigte Hautausstülpungen kennen gelernt. Beide Formen fanden wir schon in der Ontogenese der Urodelenkiemen. Es haben also auch hier, wie so vielfach, die Anuren die wahrscheinlich schon bei den Uramphibien vorhandenen primitiven Formen bewahrt, während die Urodelen zu komplizierteren Bildungen vorgeschritten sind.

Bei kritischer Prüfung der vorhandenen Berichte haben wir schliesslich keinen sicher nachgewiesenen Fall gänzlichen Fehlens der Kiemen gefunden; ich will das darum nicht für ausgeschlossen halten. Möglich wäre es natürlich nur, wo andere Bildungen die Kiemenfunktion übernehmen (Schwanz, Bauchfalten) — in diesen Fällen fanden wir ja auch eine mehr oder minder beträchtliche Reduktion der Kiemen. Wenn die Kiemen, im Falle des Wegfalls der freien Existenz der mit äusseren Kiemen versehenen Larven im Wasser, dafür embryonale Funktionen übernehmen, wie bei Alytes, so erleiden sie wohl durchgehends Umänderungen, allgemeine Gesetze darüber lassen sich jedoch bei unseren noch sehr lückenhaften Kenntnissen bis heute nicht aufstellen. Nachdem man neuerdings den verschiedenen Arten der Brutpflege der Batrachier sein Augenmerk zugewendet hat (cf. die Tabelle Boulengers 93, abgedruckt 40, pag. 239 f.), dürften wohl gelegentlich auch diese eng damit zusammenhängenden Verhältnisse der äusseren Kiemen das Interesse der Forscher erregen und Aufklärung finden.

Allgemeine Morphologie und Physiologie der äusseren Kiemen.

Mehrfach habe ich das zeitliche Verhältnis des Auftretens der ersten Anlage der Kiemen und des Durchbruchs der Kiemenspalten erwähnt. Wenn man zeigen könnte, dass die Kiemen

vor Durchbruch des Entoderms nach der äusseren Haut entstehen, so wäre das ja in der That der exakteste Beweis für ihre rein ektodermale Natur. Der Beweis, dass dies durchgehends der Fall sei, ist nicht zu führen. Aber ganz abgesehen davon, dass dieser Nachweis hie und da gelungen scheint und sich daraus durch Analogie auf die rein ektodermale Natur aller Amphibienkiemen schliessen lässt, so wird doch jeder, der einmal die Entstehung der äusseren Kiemen genau mit Lupe und Mikroskop verfolgt hat, von dem rein ektodermalen Ursprung dieser Organe sich überzeugt haben. Woher sollten auch Elemente des Entoderms kommen? Auch der konvexe Rand der Kiemenbogen oder Kiemenplatten ist zweifellos ektodermal (122, pag. 34) und dafür, dass Elemente aus der Tiefe der Kiemenspalten emporwandernd an der Kiemenbildung teilnehmen, ist nie auch nur der Schimmer eines Beweises geliefert worden, und die noch vor zwanzig Jahren z. B. von Gegenbaur geäusserte Ansicht einer genetischen Gleichheit der inneren und äusseren Kiemen — er sagt wörtlich: „die Kiemen können auch zur Oberfläche gelangen und sogar wie Integumentfortsätze sich ausnehmen“ (61, pag. 569) — ist ebenso wie für die Kiemendeckelkiemen der Ganoiden auch für die äusseren Kiemen der Dipnoer und Amphibien falsch und dürfte wohl heute von niemand mehr vertreten werden.

Warum bilden sich nun überhaupt derartige Hautatmungsorgane bei den Amphibien aus? Welches Organ versieht die gleiche Funktion bei den Fischen, die solche Organe nicht haben? „Bei diesen, z. B. den Teleostiern,“ — ich citiere Maurer 122, pag. 33 — „besteht in früher Zeit eine sehr ausgebildete Dottersackatmung und demgemäss ist zur Zeit der Ausbildung der Schlundkiemenhöhle für genügende Atmung gesorgt. Anders bei den Amphibien, die eines Dottersackes entbehren. Hier sind in früher Zeit, wo die Kiemenspalten noch nicht geöffnet sind, bereits Organe für die Atmung nötig.

Naturgemäss bilden sich solche da, wo die zuerst gebildeten Gefässe in den Anlagen der Schlundbogen nahe dem Ektoderm verlaufen, von diesem aus.“ Das sich an den knorpeligen Kiemenbogen ansetzende Bindegewebe mochte ihnen den nötigen Halt geben — irgend welche eigene knorpelige Grundlage ist, wie wir sahen, nirgends vorhanden. Zugleich gab dieser Sitz die Möglichkeit zur Schaffung eines Kiemenkörpers durch Hineinwachsen von Muskeln und Nerven. Die Existenz der Kiemenspalten ist wohl keine wesentliche Bedingung der Atmung durch äussere Kiemen, wie z. B. Cuvier meinte (42, pag. 169), ihre Fortexistenz dürfte mehr im Interesse der Schlundatmung, der Atmung der Kiemenplatten und ihrer Differenzierungsprodukte und — bei Anuren — der inneren Kiemen gelegen haben.

Wenn es erlaubt ist, gewissermassen ideale Anforderungen an ein Atmungsorgan zu stellen, so wären diese dahin zu formulieren: erstens, es muss bei möglichst geringem Stoffverbrauch eine möglichst grosse Blutoberfläche mit dem äusseren Medium, Luft oder Wasser, in Berührung bringen und zweitens muss die das Medium und das Blut trennende Diffusionsmembran möglichst dünn sein. In ersterer Beziehung würden bei ausgestülpten Organen möglichst lange, aus einfachen, kapillaren Schleifen bestehende Kiemenfäden am zweckdienlichsten erscheinen. Solche ideale Kiemenfäden haben wir bei den Selachierembryonen kennen gelernt. Aber das Atmungsorgan einer freilebenden Amphibienlarve ist ganz andern Insulten ausgesetzt: die Kiemenfäden dürfen daher nicht so lang sein, es bedarf, wenigstens bei den grösseren Urodelenkiemen, jede Gefässschlinge zu grösserer Festigkeit eines bindegewebigen Achsenstrahles, der nun freilich durch Bildung kapillarer Netze seinerseits auch wieder für die Respiration benutzt wird.

Weiterhin haben wir nirgends bei einer für die Wasseratmung bestimmten Kieme ein ganz plattes Epithel, das doch allein unsern Anforderungen entsprechen würde, gefunden. Ich

glaube hierfür den Grund darin suchen zu müssen, dass das Epithel eines solchen Atmungsorganes gerade im Interesse der Existenz des Organes an den allgemeinen Schutzfunktionen des Ektoderms teilnehmen muss. Hie und da mag wohl zur Dicke des Epithels auch noch das rapide Wachstum, in dem es sich befindet und das auch noch durch die stets sehr zahlreichen Kernteilungen bewiesen wird (144, pag. 162), beitragen. Von höchster Bedeutung ist natürlich noch die Durchlässigkeit des Epithels und die oben besprochenen Intercellularräume würden natürlich die Funktion erheblich begünstigen, falls sie wirklich existierten. Einen exakten Beweis für meine Erklärung der relativen Unzweckmässigkeit der Kiemenstruktur liefert, meines Erachtens, die Alyteskieme. Hier, wo die Kieme im Schutze der umgebenden Gallertmasse funktioniert, haben wir beträchtlich längere Kiemenfäden als bei den andern Kiemen und ausserdem ein einschichtiges, ganz plattes Epithel. So konnte Alytes durch Ausbildung einer Kieme seinen Respirationsbedürfnissen ebenso genügen, wie die andern durch Ausbildung der drei.

Als die primitivste Form einer äusseren Kieme ist die Stabform anzusehen (I): eine unverzweigte, epithelbekleidete Gefässschlinge, wie wir sie heute noch ontogenetisch, wenigstens an-



gedeutet, bei allen Kiemen, und dauernd bei der dritten Kieme von Bufo, bei der Kieme von Hylodes martinicensis, von Pipa und vielleicht auch von Hyla wiederfinden. Bei verzweigten Kiemen (II—V) bildet die erste, stärkere Gefässschlinge einen Stamm, von dem die Kiemenfäden als Äste abgehen. Setzen sich diese nur an einer Seite an, so erhalten wir die Geweihform der Anurenkieme (II), setzen sie sich zu beiden Seiten an, so

resultiert die Fiederform der Derotremen- und ursprünglichen Cäcilienkieme (III), die wir in der Ontogenese der Salamandridenkieme wiederfanden. Wurde dann ein Kiemenkörper gebildet, so lag derselbe entsprechend dem natürlichen Verlauf der Muskeln und des Bindegewebes in einer dorsoventralen Ebene. Zuerst war er keilförmig und an seinen beiden unteren Kanten, der Arterie genähert, setzten sich die Kiemenfäden — ursprünglich in je einer Reihe — an (IV). Vielfach vermehrten sich dann die Reihen, die Kiemenfäden wanderten mehr nach der oberen Kante — der Kiemenkörper wurde blattförmig (V). Schliesslich sahen wir bei Ichthyoden diesen Kiemenkörper sich verzweigen.

Eine Übersicht über die verschiedenen Formen der Kiemen giebt die folgende Tabelle, bei der stets nur die entwickeltste Kiemenform eines Individuums berücksichtigt ist; von den atypischen Formen, der Typhlonectes- und der Nototremakieme, sehe ich dabei ab.

A. Kieme stabförmig, unverzweigt: Hylodes, Pipa, Dactylethra[1]) Hyla (?).

B. Kieme verzweigt.

  I. Hauptstamm wenig hervortretend, ohne eigene Muskeln; sein Epithel trägt Cilien.

    a) Kiemenfäden ausschliesslich von der ventralen Seite des Hauptstammes entspringend; die hinterste Kieme ist die kürzeste: Rana, Bufo, Cystignathus und wohl die meisten Anuren.

    [Nur eine Kieme entwickelt, Kiemenfäden länger als gewöhnlich: Alytes[2]).]

    b) Kiemenfäden symmetrisch zu beiden Seiten des Hauptstammes, bald ist die vorderste, bald die mittelste die längste: Derotremen und Cäciliiden.

---

1) cf. Nachtrag pag. 144.

2) An das Embryonalleben angepasste Kiemen sind eckig eingeklammert []; die ektodermalen Fischkiemen in runden Klammern beigefügt ().

II. Hauptstamm als Kiemenkörper sehr hervortretend, mit eigenen Muskeln; sein Epithel trägt keine Cilien; stets ist die hinterste Kieme die längste: Salamandroiden.

a) Kiemenkörper unverzweigt.

1. Kiemenkörper keilförmig.

α) Die beiden Kanten der unteren Fläche mit je 1—2 Reihen von Kiemenfäden besetzt — gelegentlich, namentlich am Ende der hinteren Kiemen, die Kiemenfäden an der oberen Kante: Triton, Desmognathus, Ochrophaea, Gyrinophilus, Spelerpes, Pelonectes, Sal. mac. II und wahrscheinlich die meisten Salamandriden, deren Kiemen unbekannt sind.

β) Die untere Kante vielreihig besetzt:

$β_1$) Kiemenkörper hoch und kurz: Chondrotus tenebrosus.

$β_2$) Kiemenkörper niedrig und lang: Axolotl II.

γ) Auch die angrenzenden Partien der Vorder- und Hinterfläche vielreihig besetzt: Menobranchus.

2. Kiemenkörper mehr platt, blattförmig.

α) Ausser den Kanten die ganze hintere Fläche mit Kiemenfäden besetzt: Axolotl I (Polypterus, Protopterus).

[β) Nur die beiden Kanten mit Kiemenfäden besetzt: Salamandra atra, Sal. mac. I.]

b) Kiemenkörper verzweigt.

1. Kiemenkörper einfach verzweigt, keilförmig.

α) Nur die vordere äussere Kante verzweigt: Pseudobranchus striatus.

β) Beide Kanten verzweigt: Siren lacertina II, (Calamoichthys), Plethodon (?).

2. Kiemenkörper doppelt verzweigt.

α) Mit Bevorzugung der vorderen äusseren Kante: Proteus.

β) Beide Kanten gleichmässig verzweigt: Siren lacertina I.

Die Protopteruskieme entspricht völlig einer, namentlich in ihren funktionierenden Anhängen, den Kiemenfäden, sehr erheblich reduzierten Axolotlkieme I. Jedoch ist die gegenseitige Lage der Kiemen verschieden von der der Urodelenkiemen: die ursprünglich vorderste ist die oberste. Ausserdem nimmt die Grösse von der vordersten zur hintersten ab, womit sich Protopterus zu unserer ganzen Gruppe II in Widerspruch stellt und sich der Gruppe I anreiht. Jedenfalls zeigt diese Zusammenstellung, dass das von Owen (136, pag. 514) aufgestellte Gesetz: „The size of the gills is as the proximity of their developing vascular arch to the propelling organ of the blood" nur für die Salamandroidenkiemen zutrifft, für sämtliche Kiemen unserer Gruppe I mitsamt der Protopteruskieme dagegen falsch ist.

Eine notwendige Bedingung für die Kiemenatmung ist ein beständiger Wechsel des umgebenden Wassers. Dieser wird garantiert durch die Cilien, welche einen kontinuierlichen Strom vom centralen Ende der Kiemen nach der Peripherie hin erhalten. Hie und da mag auch die Ausstossung von Wasser durch die Schlundspalten den Wechsel des Wassers unterstützen. Sodann aber werden die Kiemen rythmisch bewegt durch den Pulsschlag. Bei in Ruhe befindlichen Froschlarven sah ich ganz regelmässig solche pulsatorischen Bewegungen, rasches Abschnellen vom Körper und langsames Zurücksinken, circa 70 mal in der Minute. Dasselbe hat Schneider bei Salamanderlarven (172, pag. 41) — er zählte 44 derartige Bewegungen in der Minute — Cope bei Menobranchus (40, pag. 26) beobachtet. Ermöglicht wird diese Bewegung durch den winkligen Verlauf, den die sekundäre Kiemenarterie vom Körper in die Kieme nimmt.

Reizt man eine Froschlarve zur Bewegung, so senkt sie im Momente des Losschwimmens ihre Visceralbogen kaudalwärts und legt dadurch die Kiemen fest an den Körper an; wahrscheinlich war es diese Bewegung der Kiemen, welche Veranlassung war, dieselben als Schwimmorgane aufzufassen. So können

die Kiemen durch die Muskeln der Visceralbogen bewegt werden. Bei den Salamandroidenkiemen kombinieren sich natürlich mit diesen Bewegungen des Kiemenkorbes die Kontraktionen der eigenen Kiemenmuskeln. Schliesslich hat Rusconi eine Bewegung der Kiemen gesehen, welche durch Kontraktion des sich an dieselben anlegenden Kiemendeckels hervorgebracht wurde (165, pag. 15). Indessen dienen wohl alle diese willkürlichen Bewegungen in erster Linie dem Schutze der Kiemen, nur nebenbei und gelegentlich zur Erhöhung des Wasserwechsels.

Einen ebenso wichtigen Effekt für den Wasserwechsel wie die Bewegung der Kiemen selbst hat natürlich die Bewegung des umgebenden Mediums. So starben im nicht fliessenden Wasser sowohl Anurenlarven und Fische, wie Rusconi beobachtete (162, pag. 29—32), als auch, wie Palmén meldet (16, pag. 562, Anm.) Salamanderlarven, wenn sie verhindert wurden, an die Oberfläche zu kommen, also die Schlundrespiration ausgeschaltet war. Nun existieren freilich im freien Leben die Anurenlarven stets im nicht fliessenden Wasser, aber sie befinden sich — ich rede natürlich nur von denen mit äusseren Kiemen — stets in der Nähe der Oberfläche, wo der Sauerstoffgehalt am grössten ist. Ebenso ist bekanntlich der Gasgehalt des kalten Wassers grösser, und wenn Boas bei kalter Jahreszeit eine der Rusconischen entgegengesetze Beobachtung machte (16, pag. 562 Anm.), so ist das dadurch erklärt. Auch wirkt kaltes Wasser als solches als Reiz auf die Kiemengefässe, so dass sich die Kiemen intensiv röten (123, pag. 503) und wenn Fräulein von Chauvin dem Proteus oder Axolotl die Kiemenatmung abgewöhnen wollte, so setzte sie dieselben demgemäss in gekochtes, d. h. gasfreies Wasser.

Sind die Kiemen eigentlich lebensnotwendige Organe? Diese Frage wurde ich mehrfach veranlasst, mir vorzulegen: eine Siren, der die Kiemen abgefressen waren, existierte mehrere Monate lang ohne Kiemen, bis sie sich reproduziert hatten (202); ebenso

ein Menobranchus; auch den Larven von Salamandra atra Fräulein von Chauvins werden wohl ihre Kiemenneubildungen keinen funktionellen Ersatz gewährt haben, und dennoch lebten sie, wenn auch unter sichtbaren Zeichen des Unbehagens (33). Ich hatte einer Larve von Sal. mac. zum Zwecke eines Reproduktionsversuches die Kiemen gänzlich abgeschnitten; sie lebte mehrere Tage, dann ging, wohl infolge ungenügenden Wasserwechsels, die ganze Brut ein, das kiemenlose Exemplar jedoch starb über einen Tag vor den übrigen. Es können demnach wohl andere Organe die Kiemen zeitweise notdürftig ersetzen — Haut, Schlund, Kiemenplatten, vielleicht auch Lungen (cf. 16, pag. 182) — für die volle Leistungsfähigkeit und Widerstandsfähigkeit eines kiementragenden Tieres aber sind auch die Kiemen von nöten. Zu welchen respiratorischen Leistungen die Mund- und Pharyngealschleimhaut hie und da fähig ist, sieht man daran, dass es erwachsene, kiemenlose Salamandriden giebt, die auch keine Lungen besitzen (cf. 210 und 29).

In gleicher Weise muss auch ein Ersatz für die im Embryonalleben funktionierenden Kiemen möglich sein, denn wir sahen die Kiemen der Larven von Sal. atra vor der Geburt gänzlich resorbiert werden. Bei anderen derartigen Kiemen scheint ein solcher Ersatz nicht möglich zu sein, sie bleiben bis zur Geburt und werden dann abgestossen (Typhlonectes). Wie sich Alytes und Ichthyophis in dieser Beziehung verhalten, steht nicht fest.

Wenn wir noch kurz eine Abgrenzung der dorsalen äusseren Kiemen der Dipnoer und Amphibien gegen die inneren Kiemen der Fische und Anuren vornehmen wollen, so können wir die Gegensätze in folgendem Schema ausdrücken:

Äussere Kiemen	Innere Kiemen
ektodermal.	im grossen und ganzen entodermal.

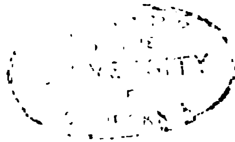
An der Konvexität der Kiemenbögen nur dorsal sich ansetzend.	An den ganzen Breitseiten der Kiemenbögen sich ansetzend.
Kubisches Epithel mit Cilien.	Plattes Epithel ohne Cilien (abgesehen von Amphioxus (104).
Pigmentiert.	Nicht pigmentiert.

Trotzdem wir gelegentlich die äusseren Kiemen der Luftatmung sich anpassen sahen, so verschwinden sie im übrigen doch allgemein mit der ontogenetischen — (caducibranchiate Amphibien) — oder phylogenetischen — (Amnioten) — dauernden Einführung des Luftlebens. Wir sahen die äusseren Kiemen in ihrer morphologischen Ausbildung und damit auch in ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit beschränkt durch die unumgängliche Notwendigkeit, teilzunehmen an den allgemeinen Schutzfunktionen der Epidermis. Durch das Landleben werden diese Anforderungen an die Epidermis enorm gesteigert — ein ausgestülptes ektodermales Atmungsorgan ist nicht mehr möglich. In der ganzen Reihe des Amniotenreichs sehen wir für die Luftatmung besser angepasste und leistungsfähigere Organe durchgeführt als sie die Amphibien in ihren äusseren Kiemen für die Wasseratmung besitzen.

Nachtrag (zu pag. 134 und 139).

Wie sehr ich mit meinem Zweifel an der Exaktheit der Leslieschen Beobachtungen Recht hatte, beweist die inzwischen erschienene Arbeit von F. E. Beddard: Notes upon the tadpote of Xenopus laevis (Dactylethra capensis) (in Proceedings of the Zoological Society of London, 1894). Beddard stellt fest, dass Dactylethra jederseits zwei ungeteilte äussere Kiemen besitze. „The processes“ „are hardly, conical in form; they have a long base of attachment, and are indeed rather to be described as lamellae than processes“.

Zum Schlusse sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Wiedersheim, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die freigebige Überlassung eines reichlichen und seltenen Materials, für stete Unterstützung besonders auch durch die freundliche Überweisung der nötigen litterarischen Hilfsmittel meinen herzlichsten Dank zu sagen. Auch Herrn Professor Keibel bin ich für Überlassung von Material und manchen freundlichen Wink zu grossem Danke verpflichtet.



Litteratur-Verzeichnis.

1. Albrecht, P., Über eine in zwei Zipfel auslaufende rechtsseitige Vorderflosse von Protopterus annectens. Sitzungsberichte der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1886.
2. Ayers, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. XVIII. Neue Folge, Bd. XI, 1885.
3. — On the genera of the Dipnoi Dipneumones. American. Naturalist, Vol. XXVII, Nov. 1893.
4. Baer, K. E. v., Geschichte des Froschembryo. In: Burdach: Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. 1828, Bd. II, pag. 222—235.
5. Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the structure and development of Lepidosteus. Proceedings of the Royal Society, Nr. 217, 1881.
6. — — On the structure and development of Lepidosteus. Philosophical transactions of the Royal Society of London, Vol. 173, 1883.
7. Bambeke, Ch. van, Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Belgique, Tome XXXIV, 1870.
8. — Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie, Tome I, 1880.
9. Baur, G., Über Lepidosiren paradoxa. Zoologische Jahrbücher, Bd. II, 1887.
10. Bavay, M., Note sur l'Hylodes martinicensis et ses métamorphoses Annales des sciences naturelles. V. Sér. Zoologie. 1873, XVII, Art. Nr. 16.
11. Bello y Espinosa, Zoologische Notizen aus Portorico. Nach dem Spanischen von E. v. Martens. Nolls, Zoologischer Garten. 1871.
12. Benecke, Über die Entwickelung des Erdsalamanders. Zoologischer Anzeiger, III, 1880, pag. 13—17.
13. Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.
14. Bloch, M. E., Systema Ichthyologiae. Herausgegeben von Schneider. Berlin 1801.
15. Boas, J. E. V., Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrb., Bd. VI, 1880.
16. — Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., VII, 1882.

17. Boas, J. E. V., Beiträge zur Angiologie der Amphibien. Morph. Jahrb Bd. VIII, 1883.
18. — Lehrbuch der Zoologie. Jena 1890.
19. Bosca, E., Catalogue des Reptiles et Amphibiens de la Péninsule Ibérique et des îles Baléares. Bull. de la Soc. Zool. de France, Bd. V, 1880.
20. Boulenger, G. A., Sur les larves des genres Pipa et Dactylethra à propos de la classification des Batraciens anoures de M. Lataste. Bull. de la Soc. Zool. de France, VI, 1881.
21. — Catalogue of the Batrachia salientia. Sec. ed., 1882.
22. — Catalogue of the Batr. gradientia. Sec. ed., 1882.
23. — On the Reptiles and Batraciens of the Salomon Islands. Trans. Zool. Soc., 1886.
24. — On the „nursing" habits of Dendrobates. Ann. of Nat. Hist. (6), Vol. I, pag. 454 f. u. pag. 122 f.
25. Brehm, Tierleben. Grosse Ausg. III. Abt., Bd. I., 2. Aufl., 1882.
26. — „ Kleine Ausg. Bd. III, 1893.
27. Bronn-Hoffmann, Klassen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig u. Heidelberg 1873—1878.
28. Camerano, Lorenzo, Recherche intorno alla vita branchiale degli Anfibi. Torino 1883.
29. — Salamandride normalmente apneumoni. Atti della R. Accad. delle sc. di Torino. Adunanca del 13 Maggio 1894.
30. Camper, Epistola ad Joh. Frid. Blumenbach de caudatis piparum gyrinis. Comm. soc. Reg. scient. Götting., IX, 1789. Class. physic., pag. 129—135.
31. Carrière, J., Die postembryonale Entwickelung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. für mikr. Anatomie, Bd. XXIV, 1885, pag. 23 f.
32. Chauvin, M. v., Über die Verwandlung des mexikanischen Axolotl in Amblystoma. Zeitschr. für wiss. Zoologie, 1875. Supplementband zu Bd. XXV.
33. — Über das Anpassungsvermögen der Larven von Sal. atra. Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XXIX, 1877.
34. — Bericht von A. Lang über neue Versuche des Frl. von Chauvin Archives des sciences physiques et naturelles de Genève, 3 part, Vol. II, pag. 357 f., 1879.
35. Claus, C., Grundzüge der Zoologie. IV. Aufl., 1880—1882.
36. — Lehrbuch der Zoologie. V. Aufl., 1891.
37. Configliachi et Rusconi, Del Proteo auguino di Laurenti. 1819.
38. Cope, E. D., The retrograde metamorphosis of Siren. American. Naturalist, 1885, Bd. XIX, pag. 1226 f.
39. — On the structure and affinities of the Amphiumidae. Proc. Amer. Philos. Soc., Bd. XXIII, 1886.
40. — The Batrachia of North America. Bull. of the united states nat. museum, Nr. 34, 1889.
41. — The homologies of the fins of fishes. American. Nuturalist, Bd. XXIV, Nr. 281, May 1890.

42. Cuvier, G., Anatomische Untersuchungen über die zweifelhaften Reptilien. In: Al. von Humboldt und Bonplands Beobachtungen aus der Zoologie und vergleichenden Anatomie. Tübingen 1806.
43. — Le règne animal. Nouvelle édition, tome II, Paris 1829 (citiert nach Sarasin).
44. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Mitt. der zool. Stat. zu Neapel 1884, Heft I.
45. M' Donnel, R., Observations on the Habits and Anatomy of the Lepidosiren annectens. Roy. Dublin Soc. Journ., II, 1858/59.
46. — Notiz über Lepidosiren paradoxa. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X, 1860.
47. Dugès, Ant., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834.
48. Duméril, A., Métamorphoses des Axolotls. Ann. des sciences nat. Zoologie, Tome VII, 1867, pag. 229—254.
49. — Bericht über weisse Axolotl. Comptes rendues, 1870, pag. 782 f.
50. — u. Bibron, Erpétologie générale, Bd. VIII, Paris 1841.
51. Ebner, v., Über einen Triton cristatus Laur. mit bleibenden Kiemen. Mitt. des naturw. Vereins in Graz, 1877. (Nach Kollmann citiert.)
52. Ecker, Al., Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.
53. Ehrenberg, Über Proteus anguinus. Sitzber. der Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin, Nov. 1865 u. Jan. 1867.
4. Ellis, J., An account of an amphibious bipes. Philosophical Transact., Tome LVI, 1766, pag. 189 ff.
55. Fatio, V., Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Reptiles et Batraciens Genève et Bâle 1872.
56. Filippi, F. de, Sulla larva del Triton alpestris. Archivio per Zoologia, 1861. Übersetzt von Siebold: Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. XXVIII, 1877.
57. Fischer, J. G., Anatomische Abhandlungen über Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.
58. Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Kassel und Berlin 1885.
59. Funk, A. F., De salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus. Berlin 1827.
60. Gasco, F., Intorno alla Storia dello sviluppo del Tritone alpestre. Genova 1880.
61. Gegenbaur, C., Grundriss der vergleichenden Anatomie. a) I. Aufl. 1874, b) II. Aufl. 1878.
62. Giglioni, H. H., Lepidosiren paradoxa. Nature, Vol. 35, 1887, pag. 343.
63. Götte, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
64. — Zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierkieme. Zool. Anzeiger, Jahrg. I, 1878, pag. 52.
65. Gray, J. E., Notice of a new Genus (Silurana) of Frogs from West Afrika. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. XIV, Third Series, 1864. (Beinahe wörtlich = 66.)

66. Gray, J. E., Note on the Clawed Toads (Dactylethra) of Africa. Proc. Zool. Soc. of London, 1864, pag. 458.

67. Greeff, R., Über Siphonops thomensis. Sitzber. der Ges. zur Bef. der ges. Naturw. zu Marburg, Jahrgang 1884, pag. 15—32.

68. Günther, A., Description of Ceratodus. Philos. Trans., Vol. CLXI, 1871, pag. 511—571. (Übersetzt von Troschel im Archiv für Naturgeschichte, Bd. 37, 1871.)

69. — An introduction to the study of fishes. Edinburgh 1880. a) englisch, b) deutsche Übersetzung von G. v. Hayek: „Handbuch der Ichthyologie". Wien 1886.

70. Hay, O. P., Observations on Amphiuma and its young. American. Naturalist, 1888, pag. 315.

71. — The Skeletal anatomy of Amphiuma during its earlier stages. Journ. of Morphol., Vol. IV, Nr. I, 1890. (Sepabdr.)

72. Heckel, J., Bemerkungen über Lepidosiren paradoxa. Müllers Archiv, 1845.

73. Hensel, R., Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Südbrasiliens. Archiv für Naturgeschichte, Bd. XXXIII, pag. 120—162.

74. — Über südamerikanische Batrachier. Sitzber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. März 1867.

75. Héron-Royer, Note sur l'oeuf et la première période embryonnaire du Pélodyte ponctué. Bull. soc. zool. de France, Bd. IV, 1879, pag. 229—239, nebst Tafel X u. XI.

76. — Recherches sur les caractères embryonnaires externes de l'Alyte accoucheur. Ebenda, Bd. VIII, 1883.

77. — Note sur les amours, la ponte et le développement du Discoglosse. Ebenda, Bd. X, 1885.

78. — Rana fusca et Rana agilis. Ebenda, Bd. XI, 1886, pag. 681—690, avec pl. XXI.

79. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. II. Aufl., 1888.

80. — R., Lehrbuch der Zoologie. II. Aufl., 1893.

81. Hinckley, M. H., Eggs and tadpoles of Hyla versicolor. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist., Bd. XXI, pag. 104 ff., 1883.

82. Hoeven, J. van der, Fragments zoologiques sur les Batraciens. Mémoires de la société du Muséum d'histoire naturelle de Strassbourg, Tome III, 1840—1846.

83. Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische (IX). Arch. für mikr. Anatomie, Bd. XXIII, 1884.

84. Hogg, J., Über die Kiemen der jungen Caecilien. Frorieps Notizen, Bd. XIX, 1841, pag. 193-200 und 212—215. Englisch erschienen in: Ann. of Nat. Hist., VII, 1841, pag. 353-362.

85. — K. S., Notes on some Batraciens. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. XVI, 1865.

86. Home, E., An account of the organs of generations of the Mexican Proteus (Axolotl). Philosophical Transactions, 1824, pag. 419 ff., mit Abb.

87. Humphry, G. M., The muscles of Lepidosiren annectens. Journ. of Anat. and Physiology, Vol. VI, 1872.
88. Huschke, E., Über die Umbildung des Darmkanals und der Kiemen der Froschquappen. Isis, 1826, pag. 613—627.
89. Huxley, T. H., „Ceratodus fosteri". Proc. Zool. Soc. of London, 1876.
90. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Abhandl. der kgl. böhmischen Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1845.
91. — Cryptobranchus japonicus. 1865.
92. — Über die Blutgefässe der äusseren Kiemendeckelkieme von Polypterus Lapradei. Sitzber. der Akad. der Wiss. zu Wien. Math. Naturw. Kl., Bd. LX (I), 1869.
93. Ihering v., On the oviposition in Phyllomedusa Iheringii. [Mit Zusatz von Boulenger.] Ann. and Magaz. of Nat. Hist. Sér. V, XVII, 1886, pag. 461—464.
94. Imperati, Dell' Historia naturale Libri XXVIII. Napoli 1590 (citiert nach 112).
95. Jardine, Remarks on the structure and habits of Lepidosiren annectens. Ann. and Mag. of Nat. History, Bd. VII, 1841, pag. 21—26.
96. Jullien, (Bericht über erwachsene kiementragende Tritonen.) Comptes rendues de l'Acad. de Paris. LXVIII, pag. 938, 1869.
97. Kingsley, J. S., The head of an embryo Amphiuma. American Naturalist. August 1892.
98. Klein v., Beiträge zur Anatomie der Lepidosiren annectens. Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg. Jahrg. XX, 1864.
99. Knauer, K., Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878.
100. — Das Lebendiggebären der Salam. maculosa. Zool. Anzeig., 16, XII, 1878.
101. Kollmann, J., Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mex. Axolotl. Verh. der naturf. Ges. in Basel, VII, 1883.
102. de Lacepède, Naturgeschichte der Amphibien. Übersetzt von Bechstein. Weimar 1800, Bd. II.
103. Lambotte, M., Observations anatomiques et physiol. sur les appareils sanguins et respiratoires des Batraciens anoúres. Mém. cour. par l'Académie Royale de Bruxelles. Tome XIII, 1838.
104. Langerhans, P., Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Archiv für mikr. Anat., Bd. XII.
105. Lataste, F., Sur les têtards des Batraciens anoures. Bull. de la soc. zool. de France, Bd. II, 1877, pag. 281—286.
106. — Étude sur le Discoglosse. Actes de la soc. Linnéenne de Bordeaux. T. XXXIII, 1879, pag. 275—341.
107. Latreille, Histoire naturelle des salamandres de France. Paris 1800 (citiert nach 112).
108. Leslie, J. M., Notes on the habits and oviposition of Xenopus laevis. Proceed. zool. soc. of London, 1890.
109. Lessona, Michele, Nota intorno alla riproduzione della Salamandrina perspicillata. Alli della soz. scienz. di Torine vol. X, 1874.

110. Leuckart, F. S., Einiges über die fischartigen Amphibien. Isis. 1821, Litterar. Anzeiger, pag. 257—268.
111. — Untersuchungen über die äusseren Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien. Stuttgart 1836.
112. — Zoologische Bruchstücke. II. Stuttgart 1841.
113. Leydig, F., Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
114. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.
115. — Über die Molche der württembergischen Fauna. Troschels Archiv für Naturgesch., 1867, XXXIII, Bd. I.
116. — Über die allg. Bedeckungen der Amphibien. Arch. für mikr. Anatomie, XII, 1876. (Sepabdr.)
117. — Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrbuch, II. (Sepabdr.)
118. — Die anuren Batrachier der deutschen Fauna.* Bonn 1877.
119. Marshall, A. M., u. Bles, E. J., The development of the blood vessels in the Frog. Studies from the biol. Lab. of the Owens College, Vol. II, 1890.
120. Martin-St.-Ange, J. G., Recherches anat. et physiol. sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Annales des sciences natur., 1831, Tome XXIV.
121. Mayer, A. F. J. C., Analekten für vergleichende Anatomie. Bd. I. Bonn, 1835.
122. Maurer, F., Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien. Morphol. Jahrbuch, Bd. XIV, 1888, Heft II. (Separatabdruck.)
123. Michahelles, Beiträge zur Naturgeschichte des Proteus anguineus. Okens Isis, 1831, pag. 499—509.
124. Milne Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Paris 1857.
125. Moquin-Tondon, G., Du développement des batraciens anoures. Annales des sciences naturelles. Sixième Série. Zool. et Palaeontol., Tome III, Nr. 3, 1876.
126. Müller, Joh., Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. Zeitschr. für Physiologie, 1831, IV, 1, p. 190 f.
127. — Kiemenlöcher an einer jungen Caecilia hypocyanea. Okens Isis 1831, pag. 709—711.
128. — Die Kiemenlöcher der jungen Caec. hypocyanea. Müllers Archiv, 1835.
129. — Über den glatten Hai des Aristoteles. Abh. der kgl. Akad. der Wissensch. aus dem Jahre 1840, pag. 187—257.
130. — Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. III. Fortsetzung: Über das Gefässsystem. Ebenda, 1841.
131. — Bau und Grenzen der Ganoiden. Ebenda, 1844.
132. Naue, H., Über Bau und Entwickelung der Kiemen der Froschlarven. Zeitschr. für Naturwiss. Halle 1890, pag. 129—176.
133. Neill, P., Betragen der Siren lacertina. Isis, 1832, pag. 698 f.
134. Owen, R., Description of the Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc., 1839.

135. Owen, R., Lectures of the vertebrated animals. (Fishes.) 1856 (cit. nach 45).
136. — Anatomy of Vertebrates. Vol. I: Fishes and Reptiles. London 1866
137. Pallas, P. S., Lacerta apoda. Nov. comment. acad. scient. imperial. Petropolitanae, Tome XIX, 1774, pag. 435—454.
138. Parker, W. K., On the structure and development of the Skull in the Urodelous Amphibia. Part. I. Philosoph. Trans. of the Roy. Soc., Vol. 167, Part. II, Nov. 1876.
139. — On the str. and dev. of the Skull in the Batrachia. Part. II. Ebenda, Vol. 166, Part. II.
140. — On the str. and dev. of the Sk. in sturgeons. Ebenda, Part. I, 1882.
141. Parker, W. N., On Amphibians with some speculations as to the origin of the various groups of animals. Read before the Cardiff Naturalists society, 29. April 1886. (Sepabdr.)
142. — On the African Mudfish. Trans. Cardiff. Naturalists Soc., Dez. 1888.
143. — On the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Transactions of the Royal Irish Acad., Vol. XXX, Part. III, 1892.
144. Paulicki, Über die Haut des Axolotls. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXIV, 1883.
145. Peters, W., Über einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quellimane. Müllers Archiv, 1845.
146. — Über eine junge Caecilia glutinosa mit Kiemenlöchern aus Malacca. Monatsber. der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Mai 1864.
147. — Über die von Prof. Dr. R. Buchholz in West-Afrika gesammelten Amphibien. Ebenda. 1875, pag. 196—212.
148. — Über die Entwickelung der Caecilien. Ebenda. 1875, pag. 483—486.
149. — Über Cystignathus typhonius und Hylodes martinicensis. Ebenda. 1876, pag. 709—713, nebst Berichtigung pag. 914.
150. Pfitzner, W., Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880, pag. 469—526.
151. Plessen, J. v., u. Rabinovitz, J., Die Kopfnerven von Salamandra mac. im vorgerückten Embryonalstadium. München 1891.
152. Pontallié, Recherches sur les Batraciens. Annales des scienc. nat. Troisième Série. Zool., Bd. XVIII, 1852.
153. Rathke, M. H., De salamandrarum corporibus adiposis, ovariis et oviductibus eorumque evolutione. D. J., Berlin 1818.
154. — Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Abt. IV. Neueste Schr. der naturf. Ges. in Danzig, Bd. II, Heft II, Halle 1827.
155. — Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga u. Dorpat 1832.
156. Reichert, K. B., Über das Entwickelungsleben im Wirbeltierreich. Berlin 1840.
157. Remak, R., Unters. über die Entwick. der Wirbelt. Bd. II. Berlin 1855.
158. Riess, J. Albin, Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Troschels Arch. für Natg., Jahrg. 47, Berlin 1881.
159. Robin, Système sanguin des Plagiostomes. L'Institut, XV, 1847 (citiert nach 171).

160. Roesel von Rosenhof, A. J., Historia naturalis ranarum nostratium Norimbergae 1758.
161. Rudolphi, Grundriss der Physiologie. Bd. II, Abt. II, Berlin 1828.
162. Rusconi, Maur., Descrizione anatomica degli organi della circulatione delle larve delle salamandre acquatiche. Pavie 1817.
163. — u. Configliachi, cf. 37.
164. — Maur., Les amours des salamandres aquatiques. Milan. 1821.
165. — Développement de la grenouille commune. Milan. 1826.
166. — Observations anatomiques sur la Sirène, mise en parallèle avec le Protée et le têtard de la salamandre aquatique. Pavie 1837.
167. — Histoire naturelle, développement et métam. de la salamandre terrestre. Paris 1854.
168. Salensky, W., Entwickelung des Sterlets. (Russisch.) 2 Teile. Verh. der naturf. Gesellsch. zu Kasan 1878 u. 79.
169. Sanktis, Leone de, Embriogenia degli organi elettrici delle Torpedini et degli org. pseudo-elettrici delle Raie. Napoli 1872.
170. Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Wiesbaden 1890. Bd. II, Heft I u. IV.
171. Schenk, S. L., Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwickelung. Sitzb. der kgl. Akad. d. W. in Wien, Bd. LXXI, III. Abt., Jahrg. 1875, Februarheft.
172. Schneider, A., Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.
173. — Über die Flossen der Dipnoi und die Systematik von Lepidosiren und Protopterus. Zool. Anz. 1886, Nr. 231.
174. Schreiber, E., Herpetologia europaea. Braunschweig 1875.
175. Schreibers, C., A Historical and anatomical description of Proteus anguinus (Laur.). Philos. trans. 1801.
176. — v., Über die Entwick. der beiden Arten von Erdsalamandern. Naturw. Anz. der allgem. schweizer Ges. für die ges. Naturwiss. (Herg. von Meissner.) II. Jahrg. Aarau 1819, pag. 54.
177. — Über die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders. Isis 1833, pag. 528—533.
178. — Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Batrachier. Arch. für mikr. Anatomie, Bd. XXIII, 1884.
179. Selenka, E., Der embryonale Exkretionsapparat des kiemenlosen Hylodes martinicensis. Sitzungsb. der Berl. Akad. 1882, pag. 117 ff.
180. Semon, R., Die äussere Entwickelung des Ceratodus Fosteri. (Abdruck aus Semon: Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel.) Jena 1893.
181. Siebold, v., Observationes quaedam de Salamandris et Tritonibus. I.-D., Berlin 1828.
182. Smith, H., Oviposition and nursing of Dendrobates. American. Naturalist 1887, Bd. XXI, pag. 307 ff.
183. Spallanzani, M. L. Abbé, Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes. Genève 1785.

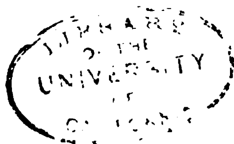
184. Spengel, J. W., Die Fortpflanzung des Rhinoderma Darwinii. Nach dem Spanischen des Jimenez de la Espada. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XXIX, 1877.
185. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Auflage. Berlin 1854. a) Bd. I: Fische. b) Bd. II: Amphibien.
186. Steindachner, F., Polypterus Lapradei und Polypterus Senegalus. Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-Naturw. Klasse, Bd. LX, Abt. I, Jahrg. 1869, pag. 103 ff.
187. Steinheim, S. L., Die Entwickelung der Frösche. Hamburg 1820.
188. Strauch, Revision der Salamandridengattungen. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, VII. Sér., Vol. XVI, 1871.
189. Swammerdamm, J., Biblia naturae 1738 (cit. nach 123).
190. Thompson, A., Über die Entwickelung des Gefässsystems in dem Fötus der Wirbeltiere. Teil II. Frorieps Notizen 1833, Januar, Nr. 767 (Bd. XXXV, Nr. 19).
191. Tourneville, A., Description d'un nouveau Batracien. Bulletin de la soc. zool. de France, Bd. IV, 1879, pag. 69—87.
192. Vaillant, Léon, Mémoire pour servir à l'histoire anatomique de la Sirène lacertine. Annales des sciences naturelles. IV. Sér.: Zool. Tome XIX, 1863.
193. — Sur la ponte du Pleurodeles Waltlii. Comptes rendues, Bd. 91. Paris 1880, pag. 127 f.
194. Velasco, S. M., Anotationes y observationes ad trabajo del. S. D. A. Weismann sobre la transformacion del Ajolote mexicano en Amblystoma. La Naturaleza. Periodico scientifico de la sociedad mexicana de historia natural., 1880, Bd. V (cit. nach 155). Mitteilungen aus diesem Aufsatz von W. Spengel in: Biol. Centralblatt, Bd. II, pag. 80 ff.
195. Virchow, H., Vortrag über die Spritzlochkieme der Selachier. Verh. der phys. Ges., Berlin, 15. Nov. 1889.
196. Vogt, C., Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Solothurn 1842.
197. — und Yung, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II, Lieferung VI—XII, 1890—93.
198. Weinland, D. Fr., Über den Beutelfrosch. Müllers Archiv, 1854.
199. Weismann, A., Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Supplementband zu Bd. XXV, 1875.
200. Whitney, V. U., On the changes which accompany the metamorphosis of the Tadpole. Trans. Roy. micr. Soc. New Series, Bd. XV, 1867.
201. Wiedersheim, R., Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Genua 1875.
202. — Über die Neubildung der Kiemen bei Siren lacertina. Morpholog. Jahrbuch, Bd. III, 1877, pag. 630 ff.
203. — Morphologische Studien. Heft I. Jena 1880. III. Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens.

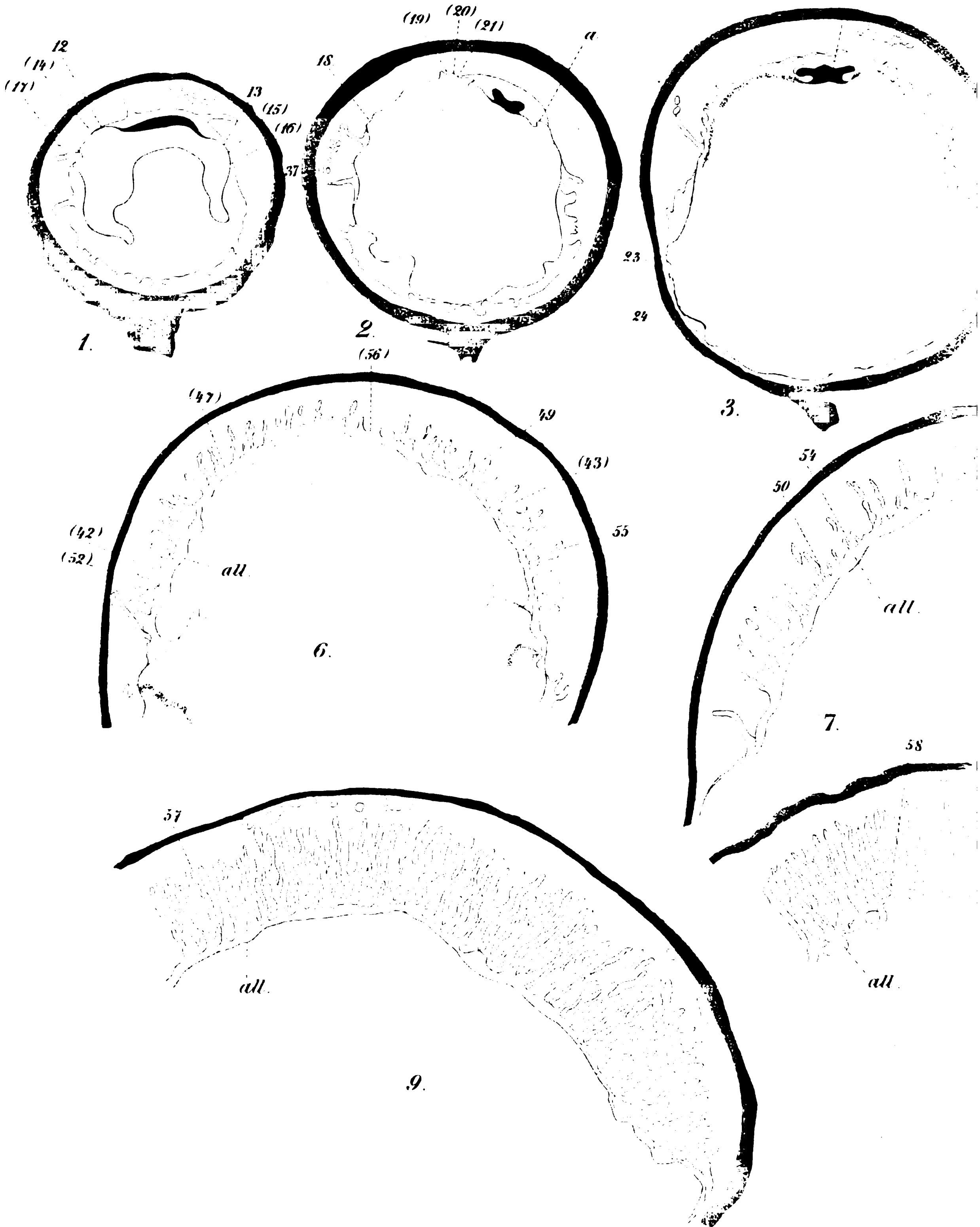
204. Wiedersheim, R., Zur Biologie des Protopterus. Anatomischer Anzeiger, II. Jahrg., 1887, pag. 707 ff.
205. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. für mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890.
206. — Beitr. zur Entwickelungsgesch. von Salam. atra. Ebenda, Bd. XXXVI.
207. — a) Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. III. Aufl. Jena 1893. b) Lehrbuch.
208. Wilder, G. B., The branchiae of the embryon Pipa. American. Naturalist, Bd. XI, 1877, pag. 491 f.
209. — H. H., A contribution to the anatomy of Siren lacertina. Zool. Jahrb., IV. Abt., für Anat. u. Ontogenie, 1891.
210. — Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz., Bd. IX, Nr. 7. (Vergl. auch den ebendaselbst figurirenden Artikel von Camerano).
211. Wurffbain, J. P., Salamandrologia h. e. descriptio Historico-Philologico-Philosophico-Medica Salamandrae, quae vulgo in igne vivere creditur. Norimbergae 1683.
212. Wyman, Jeffries, Observations on the development of the „Surinam Toad". Amer. Journ. of Science and Arts. Sec. Ser., Bd. XVII, 1854.
213. — The larvae of Dactylethra capensis. Proc. Boston Soc. of Nat. Hist., Vol. IX, 1865, pag. 155 f.
214. Zeller, E., Über die Fortpflanzung des Prot. anguineus. Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturk. in Württemberg, Jahrgang 45, 1889.

Verzeichnis der Abbildungen.

Tafel IX—XII.

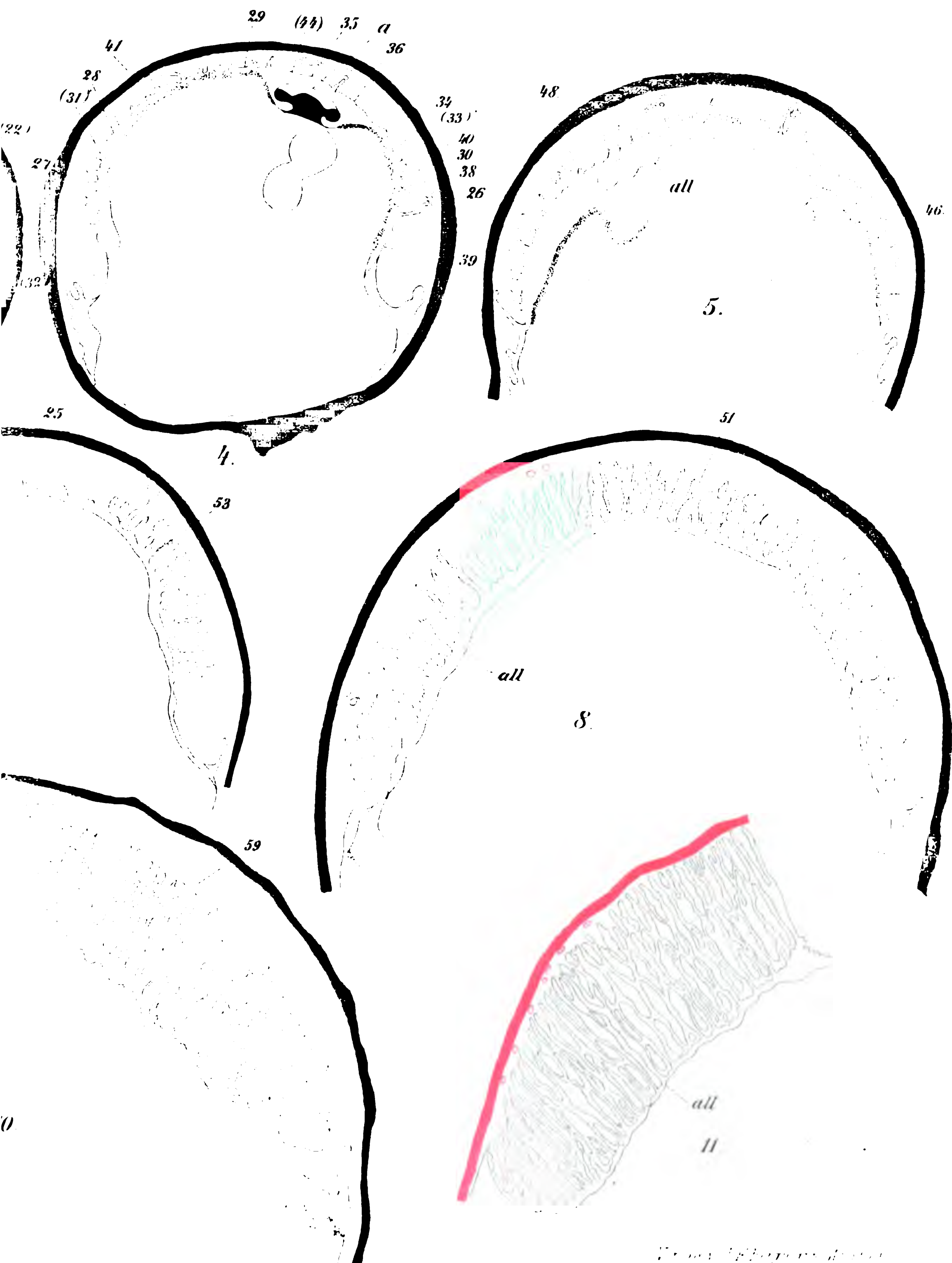
k = Kieme.





Verhoeff del. C. Kriegt lith.

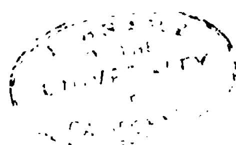
Taf. I. II.

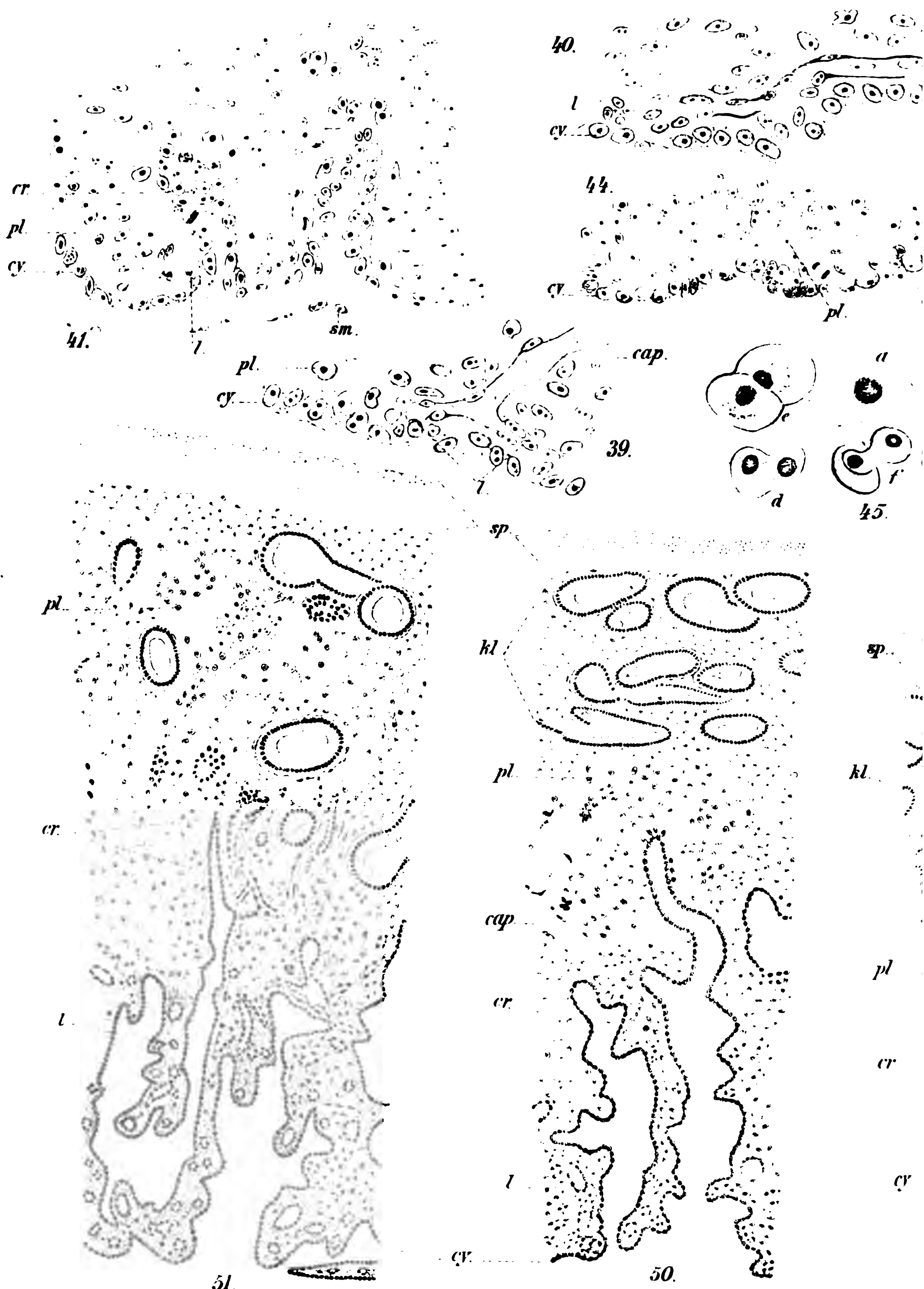

29
(44)
35
a
36
41
28
(31)
34
(33)
40
30
38
26
39
27
(32)
4.
48
all
46
5.
25
53
51
all
8.
59
all
11



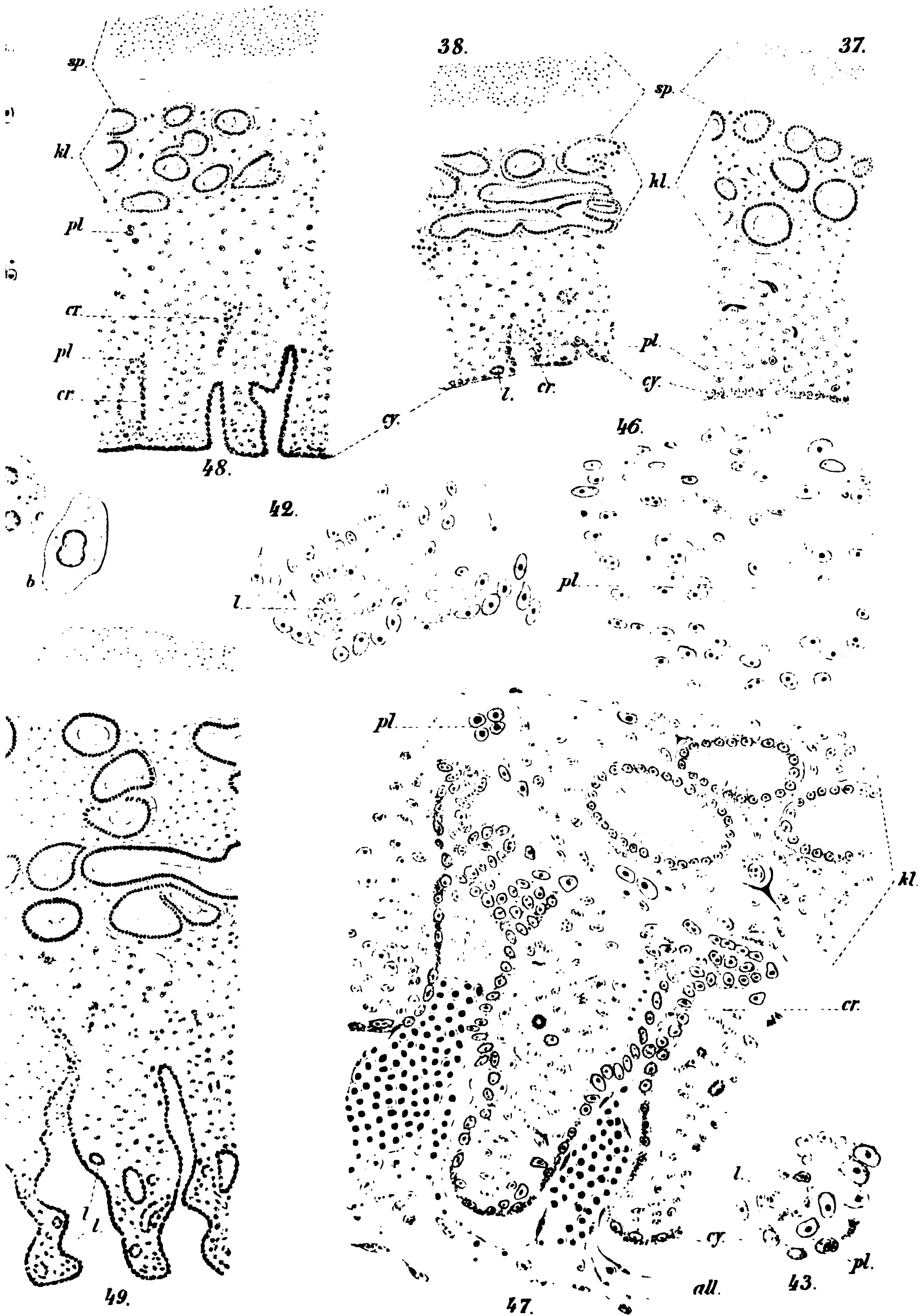
Vincent del. C. Kopf lith.


ue
m
pl
cy
k
18.
cy. pl
l
36.
m
ue.
23.
ue
m
tr.
25.
x
y
z
tr.
14.
kl.
pl
r
22.
pl. pl.
31.
cy
pl
cap
35.
32.
20.
hyp
tr
24.





Vernhout del. C. Krapf lith.



Verlag v. J.F. Bergmann, Wiesbaden


b
a
59.
cr
all
cr
pl
all
cr
l
53.
cr
l
all
cr
cr
54.
cr
all
55.
56.

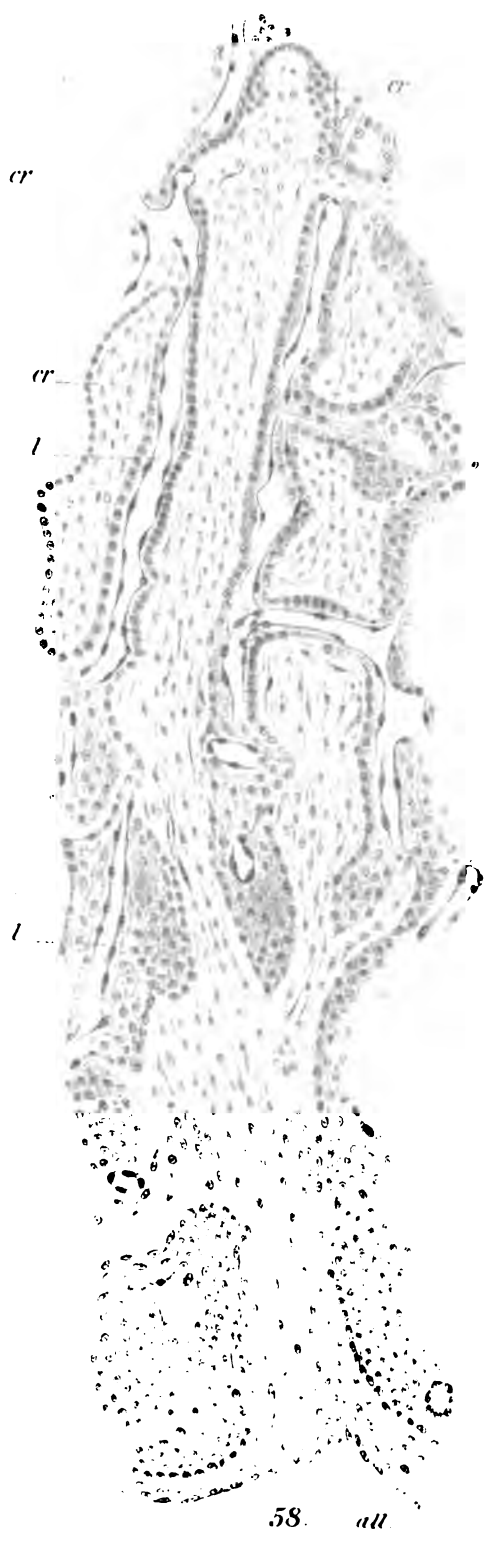


c



cap

cr



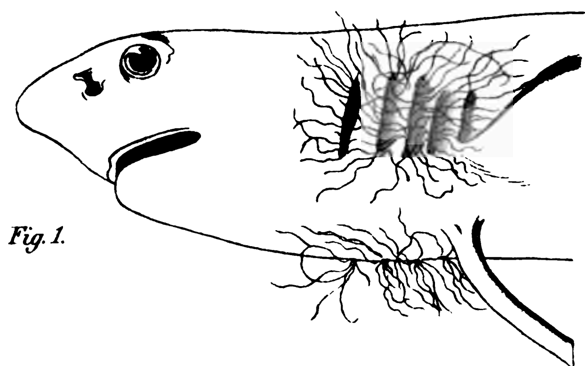

Fig. 1.




Fig. 2.

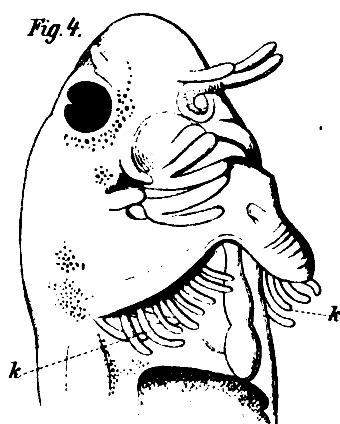


Fig. 4.




Fig. 13.

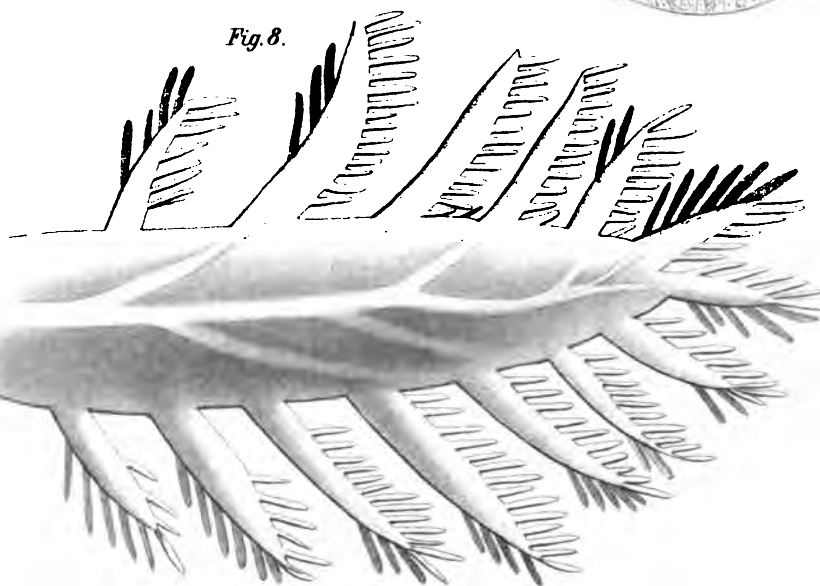

Fig. 8.


Fig. 12.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.

Fig. 7.

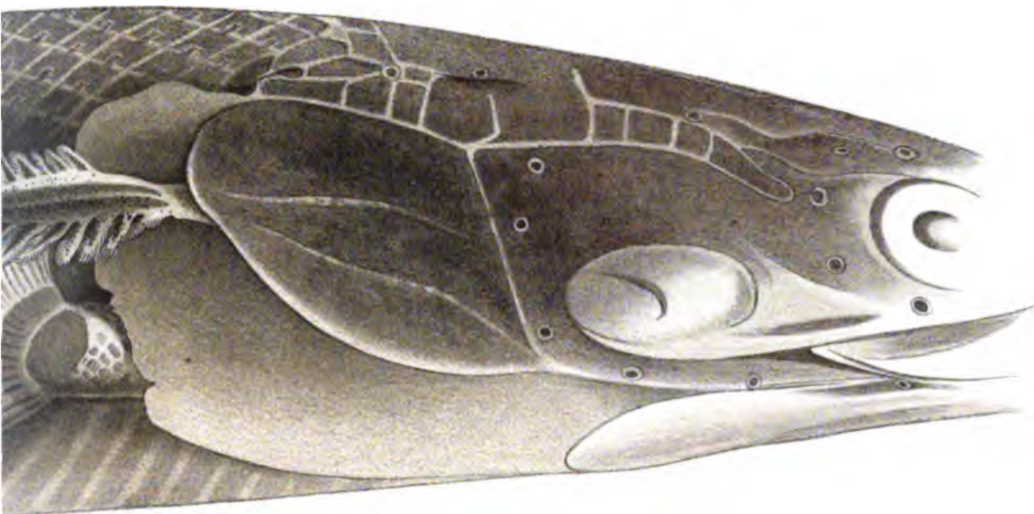


Fig. 3.

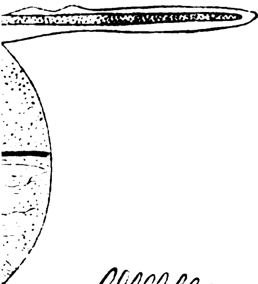


Fig. 5.

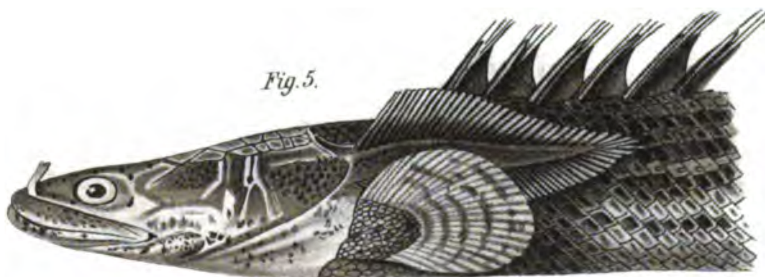


Fig. 6.

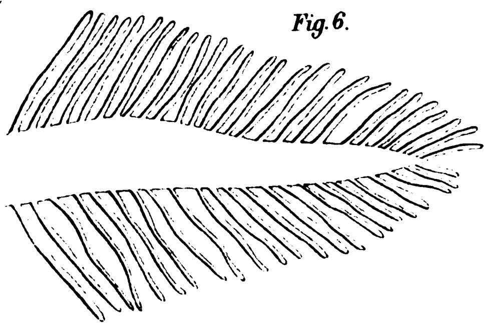


Fig. 9.

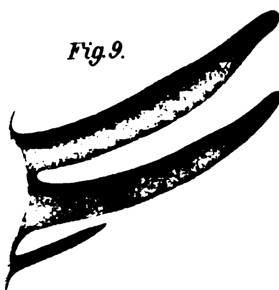


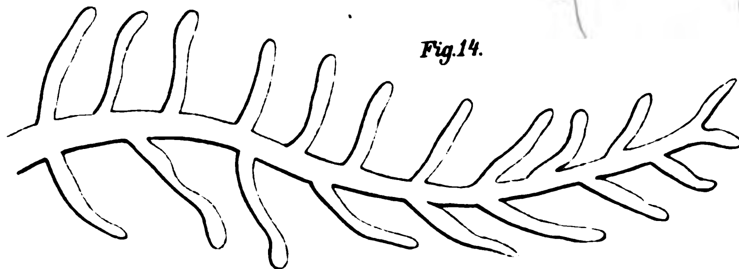
Fig. 11.



Fig. 10.



Fig. 14.



Verlag v. J F Bergmann, Wiesbaden



Fig. 16.



Fig. 20.

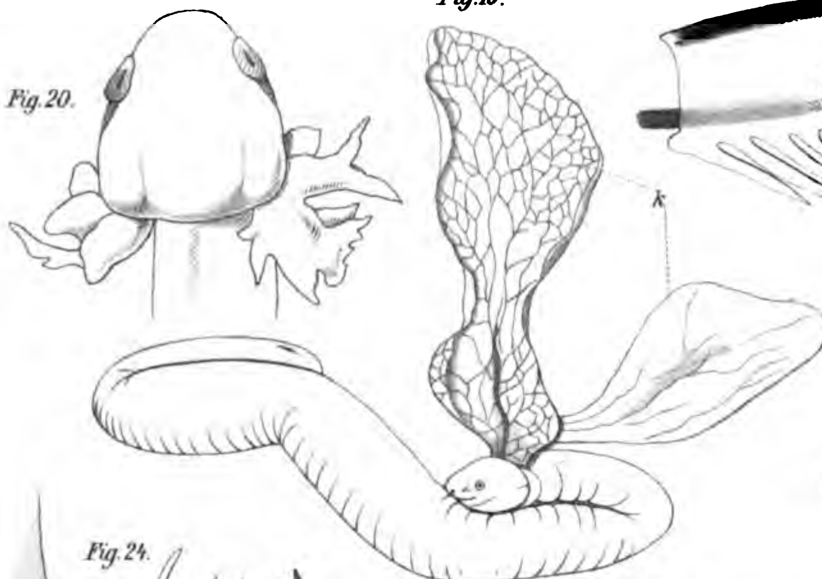


Fig. 15.



Fig. 18.

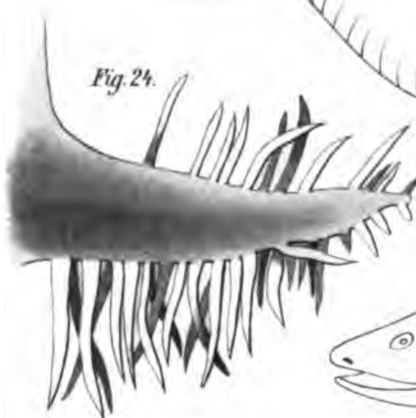


Fig. 24.

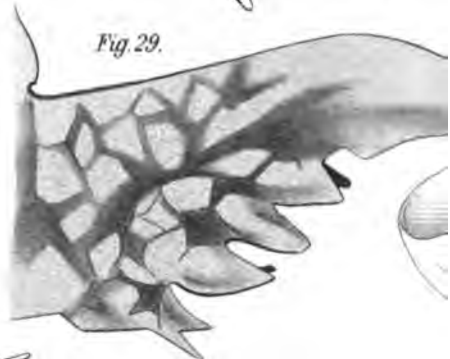


Fig. 29.



Fig. 23.

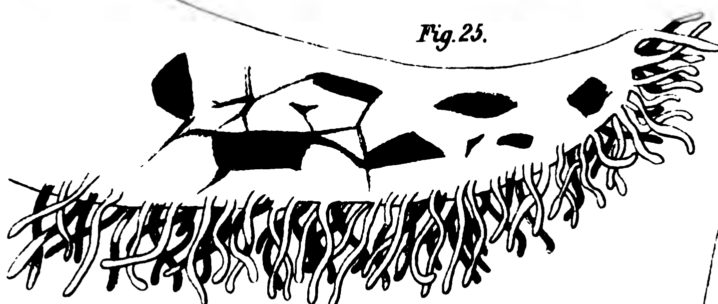


Fig. 25.

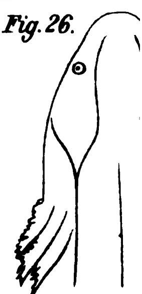


Fig. 26.

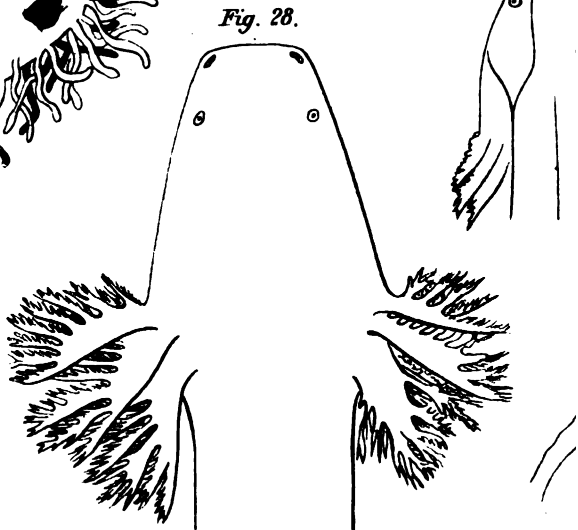


Fig. 28.



Fig. 27.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

Fig. 17.

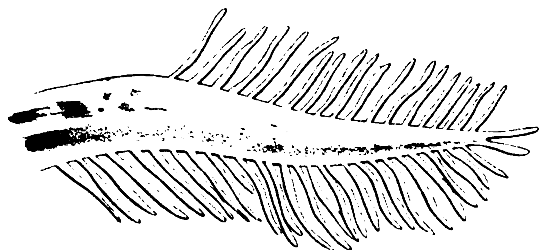


Fig. 21.

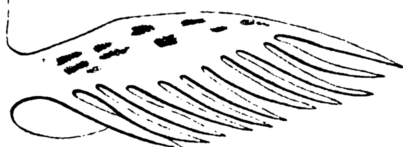


Fig. 19.

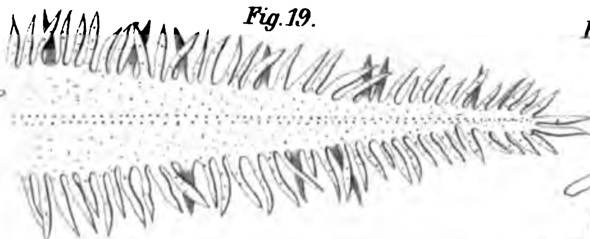


Fig. 22.



Fig. 31.



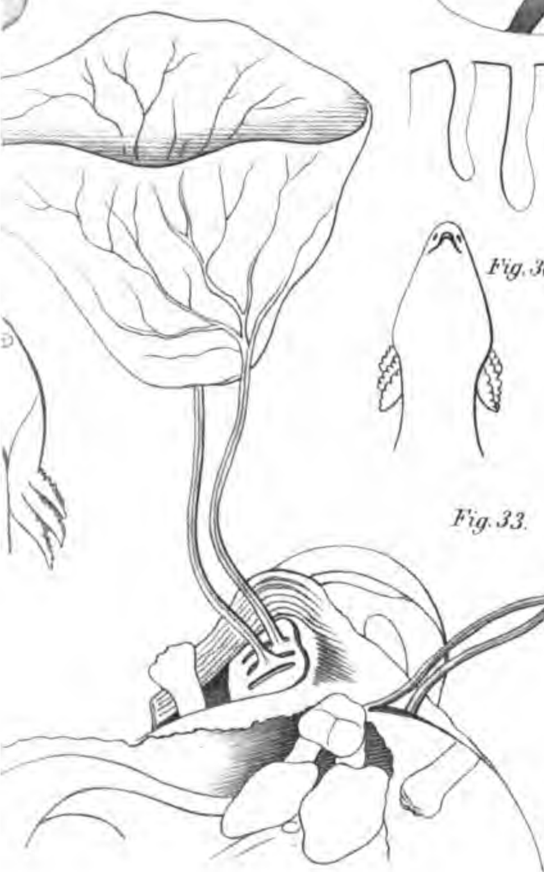
Fig. 30.



Fig. 34.



Fig. 33.



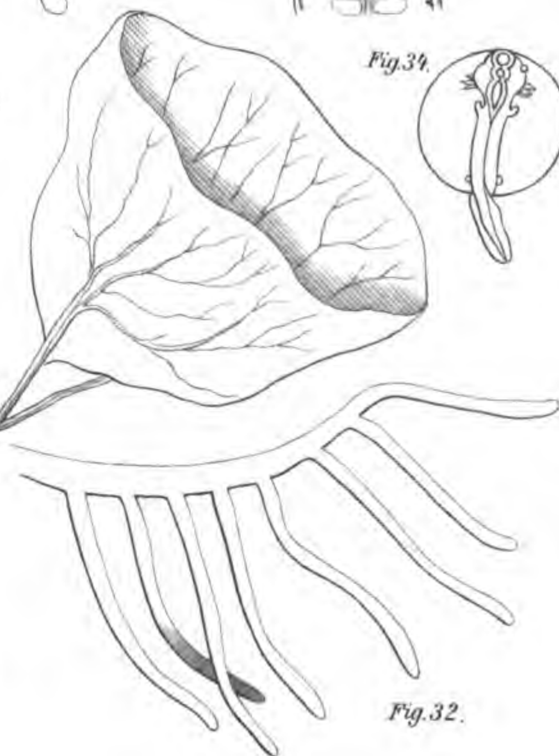


Fig. 32.

Verlag v J F Bergmann, Wiesbaden

